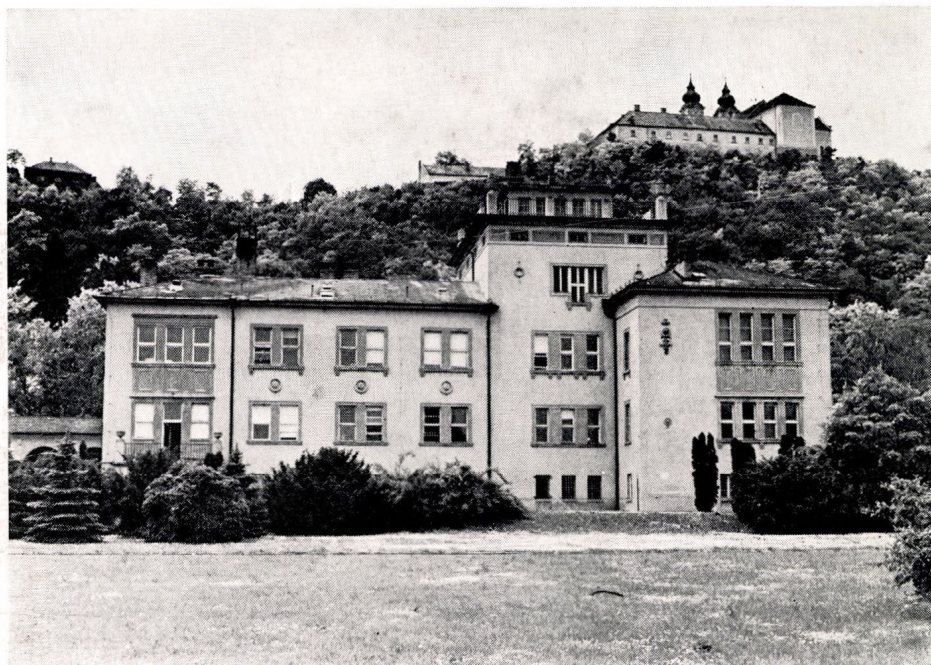


A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
TIHANYI BIOLÓGIAI KUTATÓ INTÉZETÉNEK ÉVKÖNYVE
1977
(VOL. XLIV)

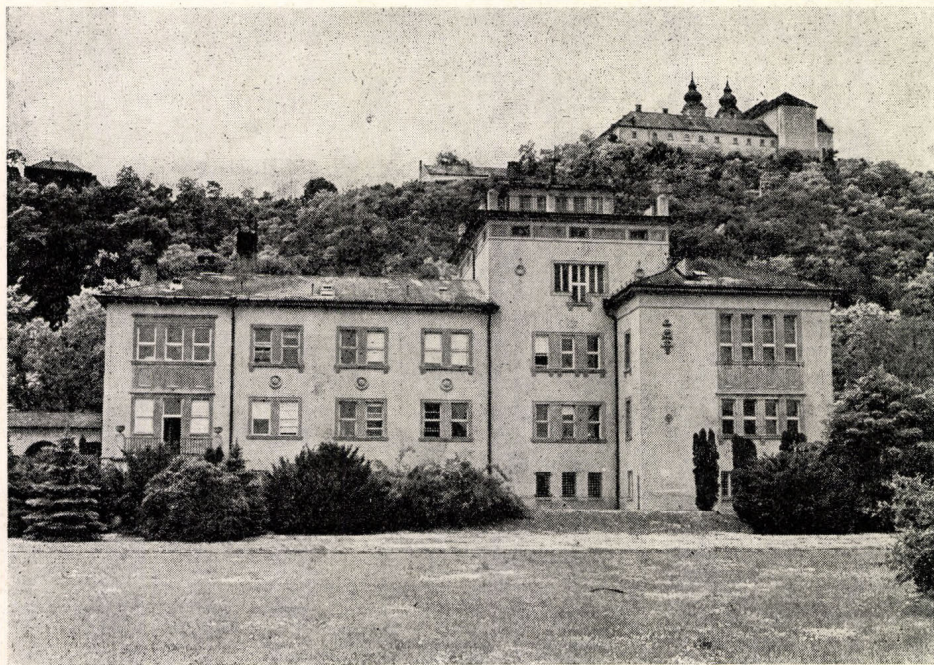
ANNALES
INSTITUTI BIOLOGICI (TIHANY)
HUNGARICAE ACADEMIAE
SCIENTIARUM



TIHANY, 1977

A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
TIHANYI BIOLÓGIAI KUTATÓ INTÉZETÉNEK ÉVKÖNYVE
1977
(VOL. XLIV)

ANNALES
INSTITUTI BIOLOGICI (TIHANY)
HUNGARICAE ACADEMIAE
SCIENTIARUM



TIHANY, 1977

DIRECTOR INSTITUTI:

J. SALÁNKI

ADIUVANTIBUS:

B. ENTZ, S. HERODEK, L. HIRIPI, J. PONYI

REDIGIT:

K.S.-RÓZSA

Az Intézeti évkönyv jelenlegi, 44. kötete a Kutatóintézet megnyitásának 50. évfordulója alkalmából jelenik meg. Ezért tartalmában és formájában is eltér a szokásostól. Célunk az volt, hogy az olvasó történeti áttekintést kapjon az Intézet fél évszázados tevékenységéről, továbbá összegezni kívántuk a jelenlegi kutatási irányzatokban az utóbbi évek során elért főbb eredményeket. A teljes anyagot magyar, angol és orosz nyelven, egy kötetben közöljük, alkalmat teremtve e három nyelv ismerőinek, hogy tájékozódhassanak arról a munkáról, melyet fennállása óta az Intézet a magyar biológiai kutatások szolgálatában végzett és végez.

Szalanki János

Igazgató

The present, 44th volume of our Annales is devoted to celebrate the 50th Anniversary of the Institute. Consequently, it differs from the previous volumes both in its content and form. Our aim was to give the reader a historical retrospection about the half century long activity of the Institute, and to offer a brief survey of the main topics and results of current research. The whole material is presented in Hungarian, English and Russian in one volume, giving an opportunity to those who are familiar with these languages to be acquainted with the work what has been done and is in course in our Institute as part and parcel of the Hungarian biological research.

János Szalanki

Director

Настоящий том Ежегодника Института является 44-ым томом и публикуется по случаю 50-ой годовщины отквятия Института. По этой причине он отличается и по форме и по содежанию от предыдущих томов. Мы стремились, чтобы чутатели получили исторический обзор о полувековой деятельности Института, далее мы привели итоги настоящих направлений исследований и главных результатов достигнутых в течение последних лет. В этом томе весь материал публикуется на венгерском, английском и русском языках, создавая с этим возможность всем, владеющим данным языком ознакомиться с работой Института, которая ведется со дня его основания в службе развития отечественных биологических исследований.

Иоанн Шаланки

Директор Института

A BIOLÓGIAI KUTATÓINTÉZET 50 ÉVE

• 50 évvel ezelőtt, 1927. szeptember 5-én, a X. Nemzetközi Zoológus Kongresszus résztvevői jelenlétében nyílt meg Tihanyban a Magyar Biológiai Kutató-Intézet. Ezzel a kor haladó gondolkodású természettudósainak több évtizedes álma vált valóra: önálló hajlékot nyert a biológiai kutatás, az akkori színvonalon jól felszerelt laboratóriumokkal, a bűvárkodáshoz nélkülözhetetlen nyugodt, de ösztönző légkörrel és önálló publikálási lehetőséggel. Az Intézet helyéül a Balaton közvetlen közelségét választották. Így nemzetközileg elterjedt gyakorlat szerint, az élet egykori bölcsőjéül szolgáló vízi élettér mellett alakulhatott ki olyan általános biológiai kutatóhely, mely teret biztosított az akkori-
ban kibontakozó kísérletes diszciplínáknak is. Ugyanakkor ezzel jobb lehetőséget teremtettek a tó élővilágának rendszeres és sokoldalú tanulmányozására, amit már két évvel korábban Tihanytól 30 km-re, Révfülöpon, a Nemzeti Múzeum jóvoltából néhány laboratóriumban megkezdték.

Kutatás szempontjából az Intézet kettős feladatot kapott: egyfelől a Balatonnak mint életközegnek, s a benne előforduló élővilágnak feltárását és tanulmányozását, másfelől a Balatontól függetlenül általános biológiai, öröklődéstani és élettani problémák vizsgálatát. A Balatoni Biológiai Osztály igazgatója HANKÓ BÉLA, a révfülöpi Biológiai Állomás korábbi vezetője, az Általános Biológiai Osztály igazgatója pedig VERZÁR FRIGYES egyetemi tanár lett. HANKÓ BÉLA a debreceni egyetem Állattani Tanszékére történt kinevezéséig, 1929 június végéig az Intézet adminisztratív vezetését is ellátta. Ezt követően VERZÁR FRIGYES lett az Intézet adminisztratív igazgatója, a Balatoni Biológiai Osztály irányítását pedig ENTZ GÉZA vette át.

Az Intézet az első másfél évtized alatt nemcsak ismertté vált a hazai és külföldi biológusok körében, de — elsősorban nyaranként — nagyszámú vendégnek biztosított kutatási lehetőséget. Az akkori magyar biológusok között aligha akadt valaki, aki egyszer vagy többször ne dolgozott volna laboratóriumában, vagy ne vett volna részt valamelyik kurzuson, ahol az Intézet és az egyetemek kiemelkedő kutatói tartottak előadásokat. Az Intézet évenként megjelenő idegen nyelvű kiadványa a vendégkutatók munkáit is publikálta, és ezzel hozzájárult a hazai biológia eredményeinek nemzetközi megismertetéséhez is.

A tudományos tevékenység az alapítás eszméjének megfelelően többirányú volt. A Balatoni Biológiai Osztály keretében elsősorban a Balaton élő-

világának kutatása kapott helyet. Az erre az időre eső kutatások ugyan mozaik-szerűek voltak, mégis alapvető vízkémiai, bakteriológiai, faunisztikai megállapításokhoz vezettek és megindultak ökológiai, limnológiai jellegű kutatások is. Emellett a Balaton-vidék flórája, ornitológiája és a Tihany-félsziget állatvilágának kutatása, továbbá neuromorfológiai és vízi állatokon folytatott regenerációs vizsgálatok is a Balatoni Biológiai Osztály keretében kaptak helyet. Az Általános Biológiai Osztály elsősorban gerinces állatokon végzett összehasonlító élettani kutatásokat az ingerületi folyamatok, továbbá szívhormonok megismerésére, szövettenyésztési, genetikai, immunitástani, fejlődéstani és toxikológiai kérdések tanulmányozására. Az öröklődéstani kutatások növényekre és állatokra egyaránt kiterjedtek.

A Balaton-kutatás eredményeiből származó adatok ENTZ GÉZA és SEBESTYÉN OLGA 1940-ben magyarul, majd bővítéssel 1946-ban németül is megjelent „A Balaton élete” c. munkájában kerültek összefoglalásra, s ezzel tulajdonképpen az intézeti Balaton-kutatás első periódusa le is zárult. Azok a kutatási irányzatok, melyek nem kötődtek a Balatonhoz, rendszerint nem fejlődtek tartósan Tihanyban. A kezdetben itt dolgozó kutatók közül számosan később más intézményben folytatták munkájukat. Így az első évtized munkatársai közül Soó REZSŐ Debrecenben teremtett iskolát, CSIK LAJOS, KROMPECHER ISTVÁN és MÉHES GYULA Kolozsvárott, ENTZ GÉZA, MÜLLER SÁNDOR és WOLSKY SÁNDOR Budapesten, VERZÁR FRIGYES Baselben, KOLLER PIUSZ Angliában nyert egyetemi tanári kinevezést, GYÖRFFY BARNA pedig az MTA Genetikai Intézetének lett igazgatója.

A háborús évek alatt megcsappant az Intézet aktivitása, 1943 végén mindössze egy állandó kutató volt kinevezve, öten csak szolgálattételre voltak beosztva. Háborús károkat az Intézet nem szenvedett, ezért a felszabadulás után alkalmas helynek mutatkozott arra, hogy a biológiai kutatások központjaként ismét felvirágozzon. Már 1945-ben nagy lendülettel és megnövelt létszámmal indult meg a munka: az év végéig 18-ra nőtt a kinevezett kutatók száma. A kutatási irányzatok korábbi sokfélesége nem csökkent, inkább nőtt. Az állat- és növénygenetika, biokémia, citológia, keringésélettan, kísérleti zoológia, limnológia, szerves kémia, táplálkozásélettan és talajmikrobiológia területén egyaránt folyt munka, de a sokirányúság inkább hátrányt, mintsem előnyt jelentett. Tíz évre terjedt ez az időszak, melyre nemcsak a kutatások szétaprózottsága, de az Intézet gyakori vezetési válsága is jellemző volt. Ebben a periódusban a véralvadás mechanizmusának biokémiája (GERENDÁS MIHÁLY), a kolinerg transzmisszió vizsgálata (BEZNÁK ALADÁR), a hisztamin hatás élettana (KOVÁCH ARISZTID), az antibiotikum termelés (HORVÁTH JÁNOS), valamint a sterinek kutatása (KRÁMLI ANDRÁS), a növények szárazságtűrése (FELFÖLDY LAJOS), a nyulak háziasítása és táplálkozásélettana (FÁBLÁN GYULA) terén végzett kutatások hoztak figyelemreméltó eredményeket, míg a Balaton-kutatás meglehetősen háttérbe szorult. A limnológiai munkák kvantitatív plankton-tanulmányokra, téli halrajok és jégviszonyok vizsgálatára és a Balatonba ömlő patakok kutatására összpontosultak (SEBESTYÉN OLGA, ENTZ BÉLA, TAMÁS GIZELLA).

Jelentős változás következett be azáltal, hogy 1951-ben az Intézet a Magyar Tudományos Akadémia fennhatósága alá került, azonban csak 1955-ben alakultak ki az Intézet feladataira és vezetésére vonatkozó új elképzelések. Ekkor indult meg a kutatási tevékenység koncentrációja és tervszerűbbé tétele, ami jelentős személyi átszervezéssel is együtt járt. Határozott lépések történ-

tek a kísérletes biológiai és a hidrobiológiai kutatások közelebb hozására, produktív biológiai kérdések előtérbe helyezésére. A kísérleti munkában a gerinctelen szervezetek ill. halak vizsgálata vált kizárólagossá, és megkezdődött a hidrobiológiai kutatások fiziológiai, biokémiai módszerekkel való korszerűsítése is. A terepmunka a Balaton egész területére kiterjedt, ami a rendszeres planktonkutatást és a nádaskutatást is lehetővé tette. Jelentősek voltak a süllő táplálkozására és szaporítására (WOYNÁROVICH ELEK), az alga tiszta tenyészetek szervesanyag-termelésére (FELFÖLDY LAJOS), a selyemlepke ökológiájára (GUBICZA ANDRÁS), valamint a vízi szervezetek zsírsavösszetételére (FARKAS TIBOR) vonatkozó vizsgálatok. A célkitűzések azonban csak részben valósultak meg, minthogy a kutatások érdemi koncentrációját nem sikerült elérni. A Kísérletes Állattani Osztály munkái ugyan gerinctelen állatokra korlátozódtak, de a témák szétszórtsága nem csökkent, és a Hidrobiológiai valamint a Növénytani Osztály kutatásainak jelentős hányada sem a Balaton hidrobiológiai vizsgálatára, hanem más problémákra irányult.

1962-től kezdve újabb átszervezés történt az Intézetben. Előbb a Kísérletes Állattani Osztály tevékenysége összpontosult vízi és szárazföldi puhatestűek szabályozási mechanizmusainak kutatására, majd az 1965-ös halpusztulás után a Botanikai Osztály beolvadt a Hidrobiológiai Osztályba, és a részleg fő feladatává a Balaton hidrobiológiai kutatása vált. Az azóta eltelt közel 15 éves periódusban a sejt-, szerv- és szervezetszintű szabályozás neurohumorális mechanizmusainak vizsgálata állt a kísérletes kutatások középpontjában. Különösen a tavi kagyló ritmikus és periodikus aktivitásának (SALÁNKI JÁNOS), a csigák szív működése szabályozásának (S.-RÓZSA KATALIN), továbbá a kagylólárvák ritmikus tevékenysége élettani mechanizmusainak (LÁBOS ELEMÉR) kutatása, a kagylók ideg- és izomrendszerének morfológiai vizsgálata (ZS.-NAGY IMRE), valamint az idegi szabályozásban szerepet játszó monoaminok szerepének feltárása (HIRIPI LÁSZLÓ) terén születtek új eredmények. Fontos helyet foglal el e kutatásokban az elemi ingerületi folyamatok elektrofiziológiai vizsgálata. A Balaton-kutatás főbb megállapításai a fitoplankton mennyiségi és minőségi viszonyaira (TAMÁS GIZELLA), a zooplankton horizontális megoszlására (PONYI JENŐ), haltáplálkozási és halmnövekedési kérdésekre (BIRÓ PÉTER), valamint a tavi múlt problémáira (SEBESTYÉN OLGA) vonatkoznak. A hetvenes évek elején zárult le a tartalék zsírok összetételének és keletkezésének kutatása is (HERODEK SÁNDOR). A jelenleg is folyó kutatásokról adnak számot e kötet összefoglaló tanulmányai, továbbá az utolsó öt év tudományos közleményeinek jegyzéke. Külön fejezet foglalkozik az Intézet elmúlt évben kialakított új feladatával, a Balaton és vízgyűjtő területe komplex környezetvédelmi kutatásainak koordinációjával.

Az Intézetben nyert kutatási eredmények többségükben az intézeti évkönyvekben kerültek közlésre. Ez ideig több mint 1100 közlemény látott napvilágot a 43 kötetben, emellett azonban más folyóiratokban is rendszeresen publikáltak a kutatók. Az utóbbi évtizedben egyre nyilvánvalóbbá vált, hogy az eredmények évkönyvi közzététele nem biztosítja a kívánatos mértékű bekapcsolódást a nemzetközi életbe, ezért a publikációs politikában az Intézet számára is új utak keresése válik szükségessé.

A kutatómunkát nagymértékben segíti a könyvtár. Az Intézet megalakulásakor a Nemzeti Múzeum jelentős könyvvállományt adott át és kezdettől fogva sok folyóirat járt az Intézetbe a biológia minden tárgyköréből. Az állomány növekedése csere útján mind a mai napig rendszeres: az intézeti évkönyv

ellenértékeként mintegy 260 folyóirattal és más kiadvánnyal gazdagszik évről évre a könyvtár. A tudományos publikációk számának az utóbbi évtizedek során bekövetkezett növekedése miatt jelenleg az Intézet kénytelen megelégedni a profiljához szorosan tartozó legfontosabb munkák beszerzésével. Jelenleg 22 hazai és 79 külföldi folyóirat jár rendszeresen, a könyvvállomány pedig 4200 kötetet tesz ki. A könyvtár részt vesz a hazai és nemzetközi csereszolgálatban is.

Az Intézet kutatólétszáma 50 éves története során eléggé hullámzott, azonban azonos laboratóriumi feltételek mellett jelenleg kétszerese az 1927-esnek. A segédszemélyzet létszáma ennél jobban gyarapodott, amit az magyaráz, hogy a felszabadulás előtt a kinevezett kutatók általában nem dolgoztak egész évben Tihanyban, s az akkori kutatások jellege is sokkal kevesebb segéd-erőt igényelt, mint ma.

Az intézeti lakások száma jelenleg 24, a vendégkutatók elhelyezésére pedig 14 szobás vendégház szolgál. Az Intézet önálló kezelésben konyhát is üzemeltet.

A laboratóriumok felszereltsége az Intézet megnyitásakor az akkori mérték szerint korszerű színvonalon állt. Állatház, akvárium szoba, a kémiai vizsgálatokhoz szükséges laboratóriumok, kimográfok, mikroszkópok, optikai szoba, termosztátok, Warburg-készülék, különféle vízi gyűjtőeszközök álltak nemcsak az állandó személyzet, hanem a vendégkutatók, biológiai tanfolyamokon résztvevők rendelkezésére is. A gyűjtésekre motoroshajó, egy motorcsónak és egy evezős csónak szolgált, s a laboratóriumok mindegyikében akvárium is volt, melyek balatonvízzel történő ellátását a padlástérben elhelyezett víztartányok biztosították. Ma is ez a balatonvíz-ellátás működik az Intézetben, jóllehet az akvárium szoba 1974-ben történt teljes átépítése és korszerűsítése után a laboratóriumi akváriumok egy kivételével leszerelésre kerültek. 1935-ben a Rockefeller-alapítvány anyagi támogatásával üvegházat is kapott az Intézet, azonban a botanikai kutatások megszűnése után, az 1965-ös intézeti rekonstrukció során az lebontva átadásra került a vácrátóti Botanikai Kutató Intézetnek. Kezdetől fogva mechanikai műhely is szolgált a kutatást.

A felszerelés csak a negyvenes évek második felében bővült, mikoris nagyobb teljesítményű centrifugát, hidrobiológiai termosztátokat kapott az Intézet. Az ötvenes években Beckman spektrofotométer, Utermöhl-mikroszkóp, laboratóriumi ultratermosztát, új analitikai mérlegek, pH-mérők kerültek beszerzésre, és 1958-ban elkészült a tízszemélyes, jelenleg is üzemelő „Lóczy Lajos” kutatóhájó.

A hatvanas években a műszerezettség tovább fejlődött: binokuláris, stereo- és kutatómikroszkópok, oszcilloszkópok, ingerlők és erősítők, spektrofotofluoriméter, hűthető centrifuga, ultracentrifuga, elektronmikroszkóp, ultramikrotóm, kriosztát, liofilizátor, korszerű fotolaboratóriumi eszközök, többszörös regisztráló műszerek, gázkromatográf, izotóp mérőműszer, a műhelyekben új esztergapad, elektronikus mérőműszerek, gyalu- és fűrészgép kerültek beállításra. Az elektrofiziológiai berendezés egy részét a debreceni Orvostudományi Egyetem Élettani Intézete adta át. A hetvenes években 1024 csatornás analizátor, korszerű oszcilloszkópok, víz-zavarosságmérő, oximéter, jeltárolók, szén-dioxid mérő, folyadékszintillációs berendezés, titriméter, új csónaktestek és csónakmotorok, továbbá marógép és xerox másoló került beszerzésre. Jelentős volt a műszerfejlesztésben a műszaki dolgozók közreműködése, iszapmarkolók, aktográfok és más berendezések gyártása, különösen pedig mikro-

elektrofiziológiai eszközök és berendezések tervezése, előállítása terén. Utóbbi tevékenységet külön fejezetben is ismertetjük.

Fennállása óta az Intézet a biológia hazai fejlesztéséhez nemcsak kutatómunkájával járult hozzá, hanem tudományos rendezvények szervezésével és a biológiai ismeretterjesztésben való részvétellel is. 1931-ben az Intézet falai között alakult meg a Magyar Élettani Társaság. 1957-ben innen indult a Hidrobiológus Napok szervezése is, melynek az utóbbi 15 évben rendszeresen az Intézet adott otthont. A TIT keretében rendszeressé vált Országos Biológus Napok első rendezvénye is az Intézet kezdeményezésére és könyvtárában került megtartásra 1955-ben. Számos más hazai és külföldi rendezvénynek is helyet ad az Intézet, elsősorban a biológia szakterületén, de a helyi kutatásokkal össze nem függő témákban is. Az elmúlt 10 év során saját kutatási területén több nemzetközi szimpoziумot is rendezett, melyek anyaga külön kötetek formájában is megjelent, s melyek nagyban hozzájárultak az Intézetben folyó kutatások külföldön való megismertetéséhez.

Az Intézet nemzetközi kutatási kapcsolatai egyre fejlődnek. Jelenleg 3 szovjet, 2 csehszlovák, 1 lengyel, 1 román és 1 jugoszláv intézettel van több évre jóváhagyott kutatási együttműködés, de az Intézet kutatói az elmúlt években ezen intézeteken kívül Ausztriában, Angliában, Egyiptomban, Ghanában, az NSZK-ban, Olaszországban és az USA-ban is dolgoztak. Az Intézetet is évenként egyre több vendégkutató keresi fel nemcsak hazai intézetekből, de külföldről is.

Az Intézet jövőbeni feladatát a fél évszázados tapasztalatok alapján az országos tudománypolitika és a helyi lehetőségek szabják meg. A gerinctelen állatok neurobiológiájára és a Balaton biológiájára koncentrált kutatás tematikailag azokra a kérdésekre kell összpontosuljon, melyek vizsgálata legtöbbet adhat az új ismeretek feltárása és a gyakorlat szempontjából.

AZ INTÉZET KINEVEZETT DOLGOZÓI

(1977. március 1.)

Kísérletes Állattani Osztály

<i>Vezetője:</i>	Dr. SALÁNKI JÁNOS, az MTA levelező tagja, tudományos tanácsadó, intézeti igazgató
<i>Kutatók:</i>	Dr. S.-RÓZSA KATALIN, a biológiai tudományok doktora, tudományos tanácsadó
	dr. BENEDECZKY ISTVÁN, a biológiai tudományok kandidátusa, tudományos főmunkatárs
	dr. ELEKES KÁROLY, tudományos munkatárs
	dr. HIRIPI LÁSZLÓ, tudományos munkatárs
	dr. KISS ISTVÁN, tudományos munkatárs
	dr. KISS TIBOR, tudományos munkatárs
	dr. NEMCSÓK JÁNOS, tudományos munkatárs
	VADÁSZ ISTVÁN, tudományos munkatárs
	dr. VARANKA ISTVÁN, tudományos munkatárs
	VÉRÓ MIHÁLY, műszaki tanácsadó

- Asszisztensek:* HERNÁDI LÁSZLÓ, tudományos segédmunkatárs
H.-DOBÓ KATALIN, tudományos ösztöndíjas gyakornok
ADAMIK JÓZSEFNÉ
BALÁZS ISTVÁNNÉ
BOROS JENŐNÉ
FENYVESI KÁROLY
HORVÁTH TERÉZIA
KOVÁCS GÁBOR
PUNGOR GYÖRGYNÉ
- Laboránsok:* BALÁZS VILMOSNÉ
BARANYAI FERENC

Hidrobiológiai Osztály

- Vezetője:* dr. PONYI JENŐ, a biológiai tudományok kandidátusa, tudományos főmunkatárs, osztályvezető
- Kutatók:* dr. ENTZ BÉLA, a biológiai tudományok kandidátusa, tudományos főmunkatárs
dr. BIRÓ PÉTER, a biológiai tudományok kandidátusa, tudományos munkatárs
dr. HERODEK SÁNDOR, a biológiai tudományok kandidátusa, tudományos munkatárs
dr. P.-ZÁNKAI NÓRA, tudományos munkatárs
dr. VÖRÖS LAJOS, tudományos munkatárs
dr. BANKÓS LÁSZLÓ, tudományos segédmunkatárs
N.-HORVÁTH JUDIT, tudományos segédmunkatárs
TÁTRAI ISTVÁN, tudományos segédmunkatárs
PRÉSING MÁTYÁS, tudományos ösztöndíjas gyakornok
- Asszisztensek:* BÁTHORY ISTVÁN
BÁTHORY ISTVÁNNÉ
ENTZ BÉLÁNÉ
HORVÁTH BORBÁLA
- Laboránsok:* DOBOS GYULA
NÉMETH ANNA

Környezetvédelmi titkárság

- Vezetője:* dr. MÁTÉ FERENC, a mezőgazdasági tudományok kandidátusa, tudományos főmunkatárs, igazgatóhelyettes
- Tudományos ügyintéző:* SZEKÉR ERNŐ

Gazdasági Osztály

- Vezetője:* FORRÓ TIBOR, gazdasági igazgatóhelyettes
- Beosztottak:* KRISTÓF ELEMÉR, gondnok
KISS ANTALNÉ, gazdasági ügyintéző
SAMU KÁLMÁNNÉ, gazdasági ügyintéző
TAMÁS MÁRTA, könyvelő

	ADAMIK JÓZSEF, mechanikus
	BICZÓK GYULA, karbantartó
	DOBOS ISTVÁN, elektronikus
	GICZI EMIL, gépkocsivezető
	KOVÁCS I. JÓZSEF, gépkocsivezető
	KOVÁCS II. JÓZSEF, kertész
	NAGY IMRE, asztalos
	BÁLINT ELEK, fűtő
	OLÁH JÁNOS, fűtő
	BARANYAI FERENCNÉ, takarítónő
	BÁLINT ELEKNÉ, szakácsnő
	KÁNTÁS JÓZSEFNÉ, konyhai dolgozó
<i>Könyvtáros:</i>	dr. UZSOKI ANDRÁSNÉ
<i>Igazgatói titkárnő:</i>	KOMÁROMI SÁNDORNÉ

FIFTY YEARS OF THE BIOLOGICAL RESEARCH INSTITUTE

Fifty years ago in Tihany on the 5th of September, 1927 the opening of the Biological Research Institute was celebrated in the presence of the participants of the Tenth International Zoological Congress. Accordingly, an old dream of many progressive natural scientists has been realized: the national biological research received an independent home with well-equipped laboratories, with a calm but stimulating atmosphere indispensable in scientific research and self-supporting possibilities for publication.

For its location the immediate neighbourhood of Lake Balaton was chosen according the international custom to build a general biological research centre beside an aquatic environment, which was once the cradle of life. This centre was supposed to cover the experimental branches of science unfolding at that time. Thus possibilities of regular multilateral investigations of life in the lake have been opened, which work had already started two years earlier at some laboratories at Révfülöp, another resort beside Lake Balaton, at a distance of about 30 kms from Tihany sponsored by the Hungarian National Museum.

From the point of view of the research work the Institute was given a double programme: to study Lake Balaton as a medium for life and to explore its own living world, on the one hand, and to study general biological and physiological problems not related to Lake Balaton, on the other.

BÉLA HANKÓ previously head of the Biological Station at Révfülöp became the director of the Balaton Biological Section. Professor FRIGYES VERZÁR became the director of the General Biological Section. Until June 1929, his appointment as professor at the University of Debrecen, BÉLA HANKÓ was concurrently the chief of administration of the Institute. FRIGYES VERZÁR became his successor as administrative director of the Institute until 1936 and GÉZA ENTZ took over from BÉLA HANKÓ in 1929 the direction of the Balaton Biological Section.

During the first fifteen years the Institute became not only famous among biologists in Hungary and abroad but provided research possibilities for several Hungarian and foreign scientists particularly during the summer

months. There was almost nobody among the Hungarian biologists at that time who did not work once or several times in its laboratories or who did not participate in one of the courses where lectures had been given by eminent members of staff of the Institute or by distinguished scientists from different Universities. The annual Yearbook of the Institute published mainly in foreign languages, included also the publications of visiting researchers. Through this the international representation of the results of Hungarian biology was achieved.

Adhering to the principles of its foundation, scientific activities have been pursued in different fields. Within the framework of the Balaton Biology Section the main topics were studies of the living world of Lake Balaton. Although the studies at that time were mosaic-like, they still led to basic conclusions in water chemistry, bacteriology and fauna and flora research, and work started in ecology and limnology, too. Besides studies in the flora of the Balaton environment, ornithological observations, the exploration of the fauna of the Tihany Peninsula, neuromorphological experiments and regeneration studies on water organisms have been conducted within the Balaton Biology Section.

Research work within the General Biological Section was fundamentally related to comparative physiological studies on vertebrates to obtain information concerning processes of excitation, heart-hormones, questions of tissue-cultures, genetics, immunology, embryology and toxicology. Genetical studies have been performed on plants as well as on animals.

The main results of Balaton research have been summarized by GÉZA ENTZ and OLGA SEBESTYÉN first in 1940 in Hungarian, later in an enlarged edition in German entitled: "The life of Lake Balaton". This work practically completed the first phase of Balaton research.

Other research trends, not connected with Lake Balaton, usually did not prevail long in Tihany. Several researchers working here in the first years continued their investigation in other institutions. From the staff of the first decade, REZSŐ SOÓ founded a school in botanical research at the University of Debrecen. LAJOS CSIK, ISTVÁN KROMPECHER and GYULA MÉHES have been nominated in Koložsvár, GÉZA ENTZ, SÁNDOR MÜLLER and SÁNDOR WOLSKY in Budapest, FRIGYES VERZÁR in Basel and PIUS KOLLER in Cambridge to be professors at universities. At a later time BARNA GYÓRFFY became director at the Institute of Genetics of the Hungarian Academy of Sciences.

During World War II the activity of the Institute declined and at the end of 1943 only a single scientific officer belonged to the permanent staff and five other research workers were only delegated there for work. The Institute suffered no war damages. So after the Liberation it seemed suitable to become a prosperous Centre of Biological Research in Hungary.

The work started already in 1945 with an increased number of staff and with great impetus. The number of appointed research workers attained 18 by the end of the year.

The previous diversity of research work has not decreased but rather increased. Work has been performed equally in the fields of animal and plant genetics, biochemistry, cytology, physiology of the circulatory system, experimental zoology, limnology, organic chemistry, physiology of nutrition and microbiology. But this complex programme was rather disadvantageous than beneficial so far as the work was concerned.

This period, characterized by the fragmentation of scientific activities and frequent crises of leadership, lasted for about ten years. During this period

some remarkable results have been achieved in various fields, like in the biochemistry of the mechanism of blood coagulation (MIHÁLY GERENDÁS), the studies of cholinergic transmission (ALADÁR BEZNÁK), the physiology of histamin effect (ARISZTID KOVÁCH), the production of antibiotics (JÁNOS HORVÁTH), the study of sterines (ANDRÁS KRÁMLY), the drought resistance of plants (LAJOS FELFÖLDY), domestication and nutrition-physiology of rabbits (GYULA FÁBIÁN). Balaton research felt rather into the background. Limnological studies on Lake Balaton were concentrated on quantitative plankton studies, studies of fish schools in winter time, the lake ice conditions and studies on the tributaries of the lake (OLGA SEBESTYÉN, BÉLA ENTZ, GIZELLA TAMÁS).

Important changes took place in 1951 when the Institute became under the control of the Hungarian Academy of Sciences. But new concepts regarding the scope of studies and the leadership of the Institute have been achieved only in 1955. That time witnessed a concentration and planification of research activities. This was connected with an important reorganization of the staff. Exact measures have been made to bring the research work in hydrobiology closer to experimental biology and to emphasize the question of biological production. Experimental work has been perfected exclusively with invertebrates and fishes. Besides, the modernization of hydrobiology began through the application of physiological and biochemical methods. Field works were executed all over the area of Lake Balaton, making it possible to carry out regular studies of the plankton and the reeds. Important results have been achieved regarding the feeding and reproduction of pikeperch (ELEK WOYNÁROVICH), the production of organic matter with pure alga cultures (LAJOS FELFÖLDY), the ecology of silkworm (ANDRÁS GUBICZA) and the composition of fatty acids in aquatic organisms (TIBOR FARKAS).

Only part of the goals has been attained because the required level of concentration of research could not be reached. Though the studies within the Experimental Zoological Department were restricted to invertebrates, the dispersion of topics was not reduced and a valuable proportion of the studies of the Hydrobiological Department and the Botanical Department were not related to Lake Balaton but to other items.

Starting in 1962 a new reorganization of the Institute took place. Firstly the activities of the Experimental Zoological Department were concentrated on studies investigating the regulatory mechanisms of terrestrial and aquatic molluscs. After the ill-famed fishkill of 1965 in Lake Balaton the Botanical Department merged in the Hydrobiological Department. Since then the main duty of this Department is to investigate the hydrobiological conditions of Lake Balaton.

During the past nearly fifteen years the experimental studies focussed on the research of neurohumoral regulating mechanisms on the levels of cells, organs and the organisms. New results have been attained particularly on the rhythmic and periodic activities of the fresh water mussel (JÁNOS SALÁNKI), the regulation of heart activity of snails (KATALIN S.-RÓZSA), on the physiology of the rhythmic movements of mussel larvae (ELEMÉR LÁBOS), the morphology of the nervous and muscular systems of mussels (IMRE Zs.-NAGY) as well as on the elucidation of the role of monoamines in neural regulation (LÁSZLÓ HIRIPI). An important role was occupied by the electrophysiological studies into the elementary processes of excitation. The major establishments in Balaton research covered both the quantitative and qualitative conditions of the phyto-

plankton (GIZELLA TAMÁS), the horizontal distribution of zooplankton (JENŐ PONYI), and questions concerning the feeding and growth of fishes (PÉTER BIRÓ). At the beginning of the 1970s the study on the composition and origin of fatty acids in rats (SÁNDOR HERODEK) as well as paleolimnological studies on Lake Balaton (OLGA SEBESTYÉN) were completed.

The papers of this volume summarize the results of the scientific publications of the last five years. A special chapter is devoted to the new scope of duties of the Institute concerning the coordination of research regarding the natural protection of Lake Balaton and its drainage basin.

Most of the results obtained in the course of the scientific programme of the Institute have appeared in our *Annals*. Up to now more than eleven hundred scientific papers have been published in 43 volumes, furthermore, the staff members have regularly published papers in other journals, too. Within the last decade it became quite evident that the usual way of publication in our *Annals* does not assure the desired publicity of the results within the international circle of science. For this very reason in our publication policy we are all out to seek a more suitable means of communication.

Research work is extensively supported by the library. At the foundation of the Institute the Hungarian National Museum supplied our library with a very valuable gift-collection of books. Since the Institute was opened many periodicals have been ordered covering different fields of biology. Our regular exchange policy has much increased the stock of the library. Annually about 260 periodicals and other editions are currently received by the library for our *Annals*. Owing to the great proliferation of scientific publications within the last decades, at present the Institute is obliged to be satisfied with acquisitions of works closely related to its profile. At present 22 Hungarian and 79 foreign periodicals are regularly received. The total stock of books in the library reaches over 4200 volumes. The library is participating in the national and international exchange services.

During its 50 years of history the number of the scientific staff members was fairly fluctuating. But the present number under identical laboratory conditions is the double that counted in 1927. The number of assistant staff increased most intensively. This can be explained by the fact that before 1945 the appointed scientific officers usually did not work in Tihany all the year round, thus research work at that time needed much less assistant personnel than today.

The Institute owns at present 24 flats and in addition 14 comfortable guest-rooms for visiting scientists. The Institute is running its own canteen.

The facilities of the laboratories were up-to-date at the opening of the Institute. A special house for experimental animals has been built. In the main-building there was a room for aquaria, laboratories for chemical work, kymographs, microscopes, an optical room, a shock protected room, thermostate, Warburg-apparatus and various equipments for limnological work. All these were at the disposal not only of the staff but also of the visiting scientists and the participants of biological courses. A boat with a carrying capacity of 24 persons, a motor boat and a rowing boat much served the field work. All the laboratories were equipped with aquaria with running Balaton-water and several with running sea-water. For this purpose there were special huge water containers installed below the roof of the Institute. Even today Balaton-water is supplied in the Institute by this system, though after a complete reconstruc-

tion of the room for aquaria the other aquaria in the laboratories have been all but one dismantled.

With the aid of the Rockefeller-Foundation the Institute obtained a greenhouse. But after the termination of botanical research it has been pulled down and transferred to the Botanical Research Institute at Vácraót.

A well-equipped mechanical workshop was from the very beginning good help in the research work. The facilities have been enlarged on a broad scale only in the second half of the 1940s, receiving heavy duty centrifuges and microbiological thermostats. Within the 1950s a Beckman spectrophotometer, an Utermöhl reverse microscope, an ultrathermostat, new analytical balances, pH-meters have been purchased and in 1958 the "Lóczy Lajos" research vessel for 10 persons was put in operation. This vessel is still in use.

There was a further development in the set of instruments after the 1960s. For the laboratories binocular, stereo and research microscopes, oscilloscopes, stimulators, amplifiers, spectrophotometer, cooling centrifuge, ultracentrifuge, electron microscope, ultramicrotome, cryostat, liophilisator, modern photolaboratory facilities, multichanneled registering equipments, gas-chromatographie, isotope counters, titrimeter, new boats and boat engines, further on milling machine and xerox copy-machine have been acquired.

Regarding the development of instrumentation there was valuable cooperation on the part of the staff-group of technicians in constructing mud-samplers, actographs and other equipments and especially in planning and constructing microelectrophysiological tools or other facilities. This activity is reported in details in a separate chapter.

Since its establishment the Institute contributed to the development of the Hungarian biological sciences not only through scientific research work, but also through organizing scientific conferences and disseminating biological knowledge. In 1931 the Hungarian Physiological Society was established in the Institute's conference hall. The annual meeting of Hungarian hydrobiologists in the frame of the "Hydrobiological Days" was initiated by the Institute in 1957, and in the past 15 years these symposia were held in Tihany. Similarly the initiative of a yearly session, the "National Biological Days" organized and sponsored by the Society for the Dissemination of Knowledge came from our Institute, at a meeting held in our library in 1955.

The Institute gives room for several nation-wide and international symposia, particularly in the field of biology and not only in topics strictly related to our local research programmes. During the last 10 years several international symposia have been organized in their own field of research, too. The proceedings of these meetings have been published in separate volumes. These volumes much contributed to make known the activities of our Institute abroad.

Our international connections of research work are constantly developing. At present there are approved cooperations for several years with eight Institutes. Three in the Soviet Union, two in Czechoslovakia, one in Poland, one in Roumania and one in Yugoslavia. But in addition the staff members worked besides the institutes of the above countries in Austria, Egypt, Italy, FRG, Ghana, UK and USA in the past several years. On the other hand, an increasing number of visitors come to work in the Institute not only from Hungarian but from foreign institutions, too.

The future of the Institute's research programme is determined by the nationwide science policy and the local possibilities based on demicentennial

experiences. The research work concentrated on the neurobiology of invertebrates and the biology of Lake Balaton has to focus on problems, which give the best possibilities to disclose new knowledge and which are most useful in applied fields for the benefit of mankind.

PERMANENT STAFF OF THE INSTITUTE

(1. March, 1977.)

Department of Experimental Zoology

- Head:* Prof. SALÁNKI, JÁNOS, correspondent member of the Hungarian Academy of Sciences, scientific adviser, director of the Institute
- Scientific staff:* Dr. S.-RÓZSA, KATALIN, Doctor of Biological Sciences, scientific adviser
 Dr. BENEDECZKY, ISTVÁN, Candidate of Biological Sciences, senior scientific research worker
 Dr. ELEKES, KÁROLY, scientific research worker
 Dr. HIRIPI, LÁSZLÓ, scientific research worker
 Dr. KISS, ISTVÁN, scientific research worker
 Dr. KISS, TIBOR, scientific research worker
 Dr. NEMCSÓK, JÁNOS, scientific research worker
 Mr. VADÁSZ, ISTVÁN, scientific research worker
 Dr. VARANKA, ISTVÁN, scientific research worker
 Mr. VÉRÓ, MIHÁLY, electronic engineer, technical adviser
 Mr. HERNÁDI, LÁSZLÓ, assistant scientific research worker
 Mrs. H.-DOBÓ, KATALIN, scholar assistant scientific research worker
- Technical assistants:* Mrs. ADAMIK, J.
 Mrs. BALÁZS, I.
 Mrs. BALÁZS, V.
 Mr. BARANYAI, F.
 Mrs. BOROS, J.
 Mr. FENYVESI, K.
 Miss HORVÁTH, T.
 Mr. KOVÁCS, G.
 Mrs. PUNGOR, GY.

Department of Hydrobiology

- Head:* Dr. PONYI, JENŐ, Candidate of Biological Sciences, senior scientific research worker, head of the Hydrobiological Department
- Scientific staff:* Dr. ENTZ, BÉLA, Candidate of Biological Sciences, senior scientific research worker

Dr. BIRÓ, PÉTER, Candidate of Biological Sciences,
scientific research worker
Dr. HERODEK, SÁNDOR, Candidate of Biological Sciences,
scientific research worker
Dr. P.-ZÁNKAI, NÓRA, scientific research worker
Dr. BANKÓS, LÁSZLÓ, assistant scientific research worker
Mrs. N.-HORVÁTH, JUDIT, assistant scientific research
worker
Mr. TÁTRAI, ISTVÁN, assistant scientific research worker
Dr. VÖRÖS, LAJOS, assistant scientific research worker
Mr. PRÉISING, MÁTYÁS, scholar assistant scientific
research worker

Technical assistants:

Mr. BÁTHORY, I.
Mrs. BÁTHORY, I.
Mr. DOBOS, GY.
Mrs. ENTZ, B.
Miss HORVÁTH, B.
Miss NÉMETH, A.

Secretariat of Environmental Protection

Head: Dr. MÁTÉ, FERENC, Candidate of Agricultural Sciences,
senior scientific research worker, deputy director
Scientific administrator: Mr. SZEKÉR, E.

Finance Department

Head: Mr. FORRÓ, TIBOR, financial deputy director

Subordinates:

Mr. KRISTÓF, E., steward
Mrs. KISS, A., administrator
Mrs. SAMU, K., administrator
Miss TAMÁS, M., book-keeper
Mr. ADAMIK, J., mechanic
Mr. BICZÓK, GY., maintainer
Mr. DOBOS, I., electric mechanician
Mr. GICZI, E., car driver
Mr. KOVÁCS, I. J., car driver
Mr. KOVÁCS, II. J., gardener
Mr. NAGY, I., joiner
Mr. BÁLINT, E., stoker
Mr. OLÁH, J., stoker
Mrs. BARANYAI, F., cleaner
Mrs. BÁLINT, E., cook
Mrs. KÁNTÁS, J., cook-maid
Mr. Dr. UZSOKI, A.
Mrs. KOMÁROMI, S.

Librarian:
Secretary:

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Пятьдесят лет тому назад, 5-ого сентября 1927-ого года, в присутствии участников X-ого Международного Зоологического Съезда был открыт Институт Биологии Венгрии, в Тихани. В связи с этим событием осуществилась многолетняя мечта передовых естествоиспытателей той эпохи: биологическое исследование приобрело самостоятельное учреждение с хорошо оборудованными для уровня того времени лабораториями, спокойной, но стимулирующей атмосферой, необходимой для исследования, и также самостоятельной возможностью публикации. Место для расположения Института было выбрано в непосредственной близости от озера Балатон, чтобы согласно международной практике, рядом с водным ареалом, служившим когда-то колыбелью жизни, сформировалось место для исследования общей биологии, охватывающей и экспериментальные отрасли, развертывающиеся в то время, и чтобы создать условия для многостороннего и систематического изучения флоры и фауны озера, начатые за два года раньше, благодаря Национальному Музею, размещённому в нескольких лабораториях в Ревфылёп, расположенном в 30 километрах от Тихани.

С точки зрения исследований Институт получил две задачи: с одной стороны открытие и изучение флоры, фауны и целого жизненного пространства озера Балатон, а с другой стороны — независимо от озера Балатон исследование общих биологических, генетических и физиологических вопросов. Биологическое отделение Балатона возглавил Бела Ханко, бывший ранее руководителем Биологической Станции в Ревфылёп, а директором Общего Биологического Отделения стал профессор Фридьеш Верзар. Бела Ханко выполнял и административное руководство Институтом до его назначения профессором на Кафедру Зоологии Дебреценского Университета, в конце июня 1929-ого года. После этого Фридьеш Верзар стал и административным директором Института, а руководителем Биологического Отделения Балатона стал Геза Ентз.

В первые пятнадцать лет своего существования Институт стал известным не только среди отечественных и иностранных биологов, но прежде всего в летние периоды обеспечивал возможность исследования для многочисленных гостей. Среди отечественных биологов того времени вряд ли можно найти кого-нибудь, кто не работал раз или регулярно в лабораториях института, не участвовал бы на каких-то курсах, на которых выдающиеся сотрудники Института и разных университетов читали лекции. Ежегодник Института, выходящий на иностранных языках, публиковал работы гостей, способствуя этим международному признанию результатов отечественной биологии.

Научная деятельность в соответствии с идеей основания была многосторонней. В рамках Биологического Отделения Балатона проводились прежде всего исследования флоры и фауны Балатона. Хотя исследования этого времени были мозаичными, но все же они привели к установлениям основных данных в области химии воды, бактериологии, систематики, и одновременно начались исследования по экологии и лимнологии. Кроме исследований, упомянутых выше, в рамках Биологического Отделения Балатона проводились и исследования флоры окрестности озера, орнитологии, фауны Тиханьского полуострова, и даже изучение нейроморфологии и регенерации водных организмов. В Общем Биологическом Отделении проводилось прежде

всего сравнительное физиологическое исследование позвоночных, направленное на выяснение процессов возбуждения, природы сердечных гормонов, далее на изучение культуры тканей, генетических, иммунологических, эмбриологических и токсикологических вопросов. Генетические исследования были проведены как на животных, так и на растениях.

Данные, связанные с исследованием озера Балатон, были опубликованы на венгерском языке под названием «Жизнь озера Балатон» в 1940 году в соавторстве Геза Ентз и Ольга Шебештен, потом с некоторыми добавлениями появились и на немецком языке в 1946 году, и этим, собственно, заканчивался первый период исследования озера Балатон, проведенного в нашем Институте. Те направления исследований, которые не были связаны с озером, обычно не могли длительно развиваться в Тихани. Из сотрудников, работающих здесь во время открытия Института, многие продолжали позже свои исследования в других учреждениях. Из сотрудников первого десятилетия Режё Шоо создал научную школу в городе Дебрецен, профессорами стали в Коложваре — Лайош Чик, Иштван Кромпехер и Дюла Мехеш, в Будапеште — Геза Ентз, Шандор Мюллер и Шандор Вольски, в Базеле — Фридьеш Верзар, в Кембридже — Пиус Коллер, а Барна Дёрффи стал директором Генетического Института, основанного позже.

Во время военного периода активность Института понизилась, в конце 1943-его года был всего лишь один постоянный сотрудник, и создали пять временно назначенных штатных единиц. Военных ущербов Институт не перенёс, поэтому после освобождения стал опять центром биологических исследований. Уже в 1945 году с большим размахом началась работа, до конца года число научных сотрудников возросло до 18. Однако многообразие научных исследований не убывало, наоборот даже увеличивалось. Исследования проводились в области генетики животных и растений, биохимии, цитологии, кровообращения, экспериментальной зоологии, лимнологии, органической химии, физиологии питания и микробиологии почвы, но это многообразие создало только невыгодное, бесполезное положение. Этот период занял десять лет в истории Института и характеризовался не только раздроблением научных исследований но и частными кризисами в руководстве Института. В этот период исследование озера Балатон отодвигалось на второй план, но изучение биохимии механизмов свертывания крови (Михай Герендаш), холинергической передачи (Аладар Безнак), физиологического эффекта гистамина (Аристид Ковач), производство антибиотиков (Янош Хорват), изучение стеринов (Андраш Крамли), засухоустойчивости растений (Лайош Фелфелди), domestikации и физиологии питания кроликов (Дюла Фабиан) привело к значительным открытиям. Лимнологические исследования ограничивались количественным изучением планктона, исследованием зимних стад рыб и кондиции льда, и рек, текущих в озеро (Ольга Шебештен, Бела Ентз, Гизелла Тамаш).

Существенное изменение наступило в 1951 году, когда Институт вошёл в состав Академии Наук Венгрии, однако новые представления относительно задач и управления Института сформировались только в 1955 году. В это время началась концентрация научной деятельности и превращение её в более планомерную, сопровождающуюся значительными персональными изменениями. Решительные меры были приняты для расширения исследований, проводимых в области экспериментальной биологии и гидробиологии, также были тенденции выдвинуть изучение вопросов продукционной биоло-

гии на первый план. В экспериментальной работе объектами исследований служили исключительно беспозвоночные и рыбы, а в гидробиологии стали применять более современные физиологические и биохимические методы. Сбор материала распространялся на всю территорию озера Балатон, что создало условия и для систематического изучения планктона и тростника. Значительные успехи были достигнуты в отношении разведения и питания судака (Елек Войнарович), продукции органического материала чистой культуры водорослей (Лайош Фелфелди), экологии шелкопряда (Андраш Губица), и состава жирных кислот водных организмов (Тибор Фаркаш). Однако эти цели реализовались только частично, т. к. не удалось осуществлять действительную концентрацию исследований. Несмотря на то, что работа отделения экспериментальной зоологии ограничивалась беспозвоночными, рассеянность исследований осталась, и значительная часть исследований Гидробиологического и Ботанического Отделов была направлена не на гидробиологическое изучение озера Балатон, а на другие вопросы.

В 1962 году произошла снова реорганизация Института. В начале деятельность Отдела Экспериментальной Зоологии сконцентрировалась на исследовании регуляторных механизмов водных и сухопутных беспозвоночных, потом после массовой гибели рыб в 1965 году Ботаническое Отделение Института было присоединено к Гидробиологическому Отделу, и главной задачей последнего стало гидробиологическое исследование озера Балатон. В периоде, продолжающемся с тех пор почти 15 лет, в центре экспериментальной деятельности стояли исследования нейрогуморальных механизмов регуляции на уровне одиночных клеток, органов и целого организма. Важные новые данные были получены при изучении ритмической и периодической активности беззубки (Янош Шаланки), регуляции сердечной деятельности брюхоногих (Каталин Ш.-Рожа), физиологических механизмов ритмической деятельности глохидиев беззубок (Элемер Лабош), а также при морфологическом исследовании нервной и мышечной системы беззубок (Имре Ж.-Надь) и при открытии роли моноаминов в нервной регуляции беззубок (Ласло Хирипи). В научной деятельности важное место заняли электрофизиологические исследования элементарных явлений возбуждения. Главные выводы исследования озера Балатон касались количественного и качественного состава фитопланктона (Гизелла Тамаш), горизонтального распределения зоопланктона (Енё Поньи), а вопросов питания и роста рыб (Петер Биро). В начале 70-ых годов заканчивались изучение образования и состава запасных жиров крыс (Шандор Херодек) и палеолимнологические исследования озера Балатон (Ольга Шебештен).

Резюме по отдельным темам, приведенные в данном томе, и список опубликованных за последние пять лет научных статей дают информацию о текущих работах. Отдельная глава посвящена новой, сформированной только в прошлом году, задаче Института, т. е. координации комплексных исследований, связанных с защитой природы в окрестности озера Балатон и его водосборной территории.

Большинство результатов исследований, проведенных в Институте было опубликовано в нашем Ежегоднике. Название ежегодника в начале было «Труды Института Биологии Венгрии» (*Magyar Biológiai Kutató Intézet Munkái*), а позже получило латинское заглавие «*Annales Instituti Biologici Academiae Scientiarum Hungaricae*». До наших дней появились из печати 43 тома, содержащих выше 1100 научных статей, но помимо этого научные сотрудники

регулярно публиковали и в других журналах. Однако в последнем десятилетии стало очевидным, что публикация результатов в нашем Ежегоднике не обеспечивает желательную известность в международной научной жизни, и по этой причине необходимо искать новые пути для публикации результатов исследований, проведенных в Институте.

Большую помощь получает научная работа от Библиотеки Института. Во время основания Национальный Музей передал большую коллекцию книг Институту, и с самого начала выписывается много журналов по всем отраслям биологии. Число книг в нашей библиотеке постоянно увеличивается и путем международного обмена: каждый год примерно 260 книг и изданий приходит в обмен на наш Ежегодник. Из-за громадного роста научных публикаций за последние десятилетия Институт вынужден теперь ограничиваться приобретением главных изданий, относящихся к его профилю. В настоящее время Институт получает 22 венгерских и 79 иностранных журналов, коллекция книг состоит из 4200 томов. Библиотека участвует в международном и отечественном обмене книг.

Число научных штатов института в течение его 50 летней истории сильно колебалось, но в общем удвоилось по сравнению со штатами 1927-ого года при неизменных лабораторных условиях. Число обслуживающего персонала и лаборантов намного увеличилось, что связано с тем, что до освобождения страны научные сотрудники обычно не работали здесь круглогодично, и характер научных исследований того времени тоже требовал меньшей затраты лаборантского труда.

Институт обладает 24 служебными квартирами, и 14 комнатной гостиницей для гостей. В Институте работает самостоятельная кухня, обслуживающая сотрудников и гостей.

Во время открытия Института оборудование соответствовало современному уровню того периода. Виварий, центральный аквариум, лаборатории для химических анализов, кимографы, микроскопы, оптическая комната, термостаты, аппарат Варбурга и разные предметы для сбора материала были в распоряжении научных сотрудников, гостей и участников разных биологических курсов. Для сбора материала служили теплоход, моторная и гребная лодка и в каждой лаборатории был аквариум, снабженный балатонской водой из резервуара, расположенного в чердачном пространстве. Этот способ снабжения балатонской водой остался и в настоящее время, хотя после перестройки и модернизации центрального аквариума в 1974 году аквариумы лабораторий за исключением одного были демонтированы. В 1935 году в Институте была построена оранжерея с помощью Фонда Роккфеллера, но после прекращения ботанических исследований в ходе реконструкции Института в 1965 году, она также была демонтирована, затем передана Ботаническому Институту (Вацратот). С самого начала в Институте работала механическая мастерская.

Оборудование пополнилось только во второй половине сороковых годов, когда Институт получил центрифуги большой мощности и микробиологические термостаты. В пятидесятых годах приобрели спектрофотометер (Бекман), микроскоп (Утермёхл), лабораторные ультратермостаты, аналитические весы, аппарат для измерения рН, и в 1958 году получили новый моторный катер на 10 человек, носящий название «Лайош Лоци», работающий и настоящее время.

В шестидесятых годах оборудование Института усовершенствовалось дальше: бинокулярные и стереомикроскопы, осциллоскопы, усилители и стимуляторы, спектрофотофлуориметр, центрифуга с терморегуляцией, ультрацентрифуга, электронный микроскоп, ультрамикротом, криостат, лиофилизатор, современные фотолaborатории, многоканальные регистрирующие приборы, газохроматограф, изотопные и электронные измерительные приборы, и также новый токарный, строгальный и лесопильный станки в мастерской были приобретены. Часть электрофизиологических аппаратов была получена с Кафедры Физиологии Дебреценского Медицинского Университета. В семидесятых годах были получены: 1024 канальный анализатор, современные осциллоскопы, прибор для измерения мутности воды, прибор для измерения кислорода воды, магнитофоны, запарник углерода, ISOCAP жидкостный сцинтилляционный аппарат, титриметр, новые лодки и моторы для лодок, и также фрезерный станок и ксерокс. В усовершенствовании оборудования значительную роль играл технический персонал института, который сконструировал грейфер для сбора ила Балатона, актографы и другие аппараты, а что особенно важно, микроэлектрофизиологические приборы и оборудование. Эти последние детально описаны в отдельной главе (см. Веро, стр. 137—160).

В период своего существования наш Институт содействовал развитию отечественной биологии не только своей научной деятельностью, но и организацией разных научных мероприятий и участием в распространении научно-популярных биологических знаний. В 1931 году в нашем Институте основали Общество Венгерских Физиологов, и в 1957 году здесь возникла идея организации «Гидробиологических дней», которые в течение последних 15 лет организуются здесь ежегодно. В 1958 году наш Институт совместно с Обществом Отечественных Естествоиспытателей проявил инициативу в организации отечественных биологических дней, а в первые годы был одновременно и организатором их проведения. Многочисленные отечественные и международные симпозиумы были организованы в нашем Институте, прежде всего в области биологии, но и в меньшей мере в других отраслях науки, не связанных с местными исследованиями. За последние 10 лет были организованы международные симпозиумы, связанные с научной работой Института, материалы которых были изданы в виде самостоятельного тома, и которые содействовали международному ознакомлению с научными исследованиями, проведенными в нашем Институте.

Международные связи Института интенсивно развиваются. В настоящее время ведется официально утвержденная научная кооперация с 2 советскими, 2 чехословацкими, 1 польским, 1 румынским и 1 югославским институтами, но также за последние годы научные сотрудники Института, помимо перечисленных мест, работали в Австрии, Англии, Египте, Гане, Западной Германии, Италии и США. Многочисленные отечественные и иностранные научные сотрудники посещают наш Институт каждый год.

Будущая задача Института основывается на полувековом опыте и детерминируется научной политикой страны и местными условиями. Научная деятельность концентрируется на изучение нейробиологии беспозвоночных и гидробиологии озера Балатон и будет направлена на те тематические вопросы, которые предполагают получения максимального результата в отношении открытия новых знаний и практики.

ШТАТНЫЕ ЕДИНИЦЫ ИНСТИТУТА (1 января 1977 г.)

Отдел Экспериментальной Зоологии

- Руководитель:* Проф. Янош Шаланки, член-корреспондент АН Венгрии, научный консультант, директор Института
- Научные сотрудники:* Ш.-Рожа, Каталин, доктор биологических наук, научный консультант
 Бенедекки, Иштван, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
 Элекеш, Карой, научный сотрудник
 Хирипи, Ласло, научный сотрудник
 Кишш, Иштван, научный сотрудник
 Кишш, Тибор, научный сотрудник
 Немчок, Янош, научный сотрудник
 Вадас, Иштван, научный сотрудник
 Варанка, Иштван, научный сотрудник
 Веро, Михай, электроинженер, технический консультант
 Хернади, Ласло, младший научный сотрудник
 Х.-Добо, Каталин, центральный практикант
- Технический персонал:* Адамик, Ежефне
 Балаж, Вилмошне
 Балаж, Иштванне
 Бараньяи, Ференц
 Борош, Енёне
 Феньвеш, Карой
 Хорват, Терезия
 Ковач, Габор
 Пунгор, Дьёрдьне

Отдел Гидробиологии

- Руководитель:* Енё Пони, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, руководитель Отдела Гидробиологии
- Научные сотрудники:* Энтц, Бела, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник
 Биро, Петер, кандидат биологических наук, научный сотрудник
 Херодек, Шандор, кандидат биологических наук, научный сотрудник
 П.-Занкаи, Нора, научный сотрудник
 Вёреш, Лаёш, научный сотрудник
 Банкош, Ласло, младший научный сотрудник
 Н.-Хорват, Юдит, младший научный сотрудник
 Татрай, Иштван, младший научный сотрудник
 Прешинг, Матяш, центральный практикант

Технический персонал:

Батори, Иштван
 Батори, Иштванне
 Добош, Дюла
 Энтц, Белане
 Хорват, Борбала
 Немет, Анна

Секретариат Охраны Природы*Руководитель:*

Ференц, Мате, кандидат сельскохозяйственных наук,
 старший научный сотрудник, заместитель директора

Научный администратор:

Секер, Эрнё

Хозяйственный Отдел*Руководитель:*

Форро, Тибор, заместитель директора по хозяйственной части

Сотрудники:

Криштоф, Элемер, комендант
 Кишш, Анталне, хозяйственный администратор
 Шаму, Калманне, хозяйственный администратор
 Тамаш, Марта, бухгалтер
 Адамик, Ежеф, механик
 Бицок, Дюла, монтер
 Добош, Иштван, электротехник
 Надь, Имре, столяр
 Гици, Эмил, шофёр
 Ковач I., Ежеф, шофёр
 Ковач II., Ежеф, садовник
 Балинт, Элек, нагревательщик
 Олах, Янош, нагревательщик
 Баранья, Ференцне, уборщица
 Балинт, Элекне, повариха
 Канташ, Ежефне, работница на кухне

Библиотекарь Института:

Ужоки, Андрашне

Секретарша директора:

Комароми, Шандорне



1927—1977

AZ INTÉZET TUDOMÁNYOS IGAZGATÓI
SCIENTIFIC DIRECTORS OF THE INSTITUTE
НАУЧНЫЕ ДИРЕКТОРА ИНСТИТУТА
(1927—1977)



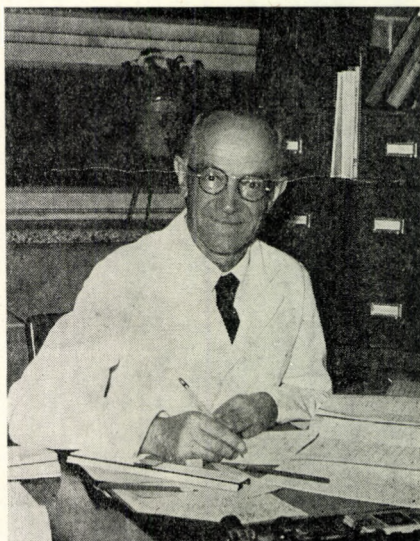
HANKÓ BÉLA
1927—1929



VERZÁR FRIGYES
1927—1936



ENTZ GÉZA
1929—1943



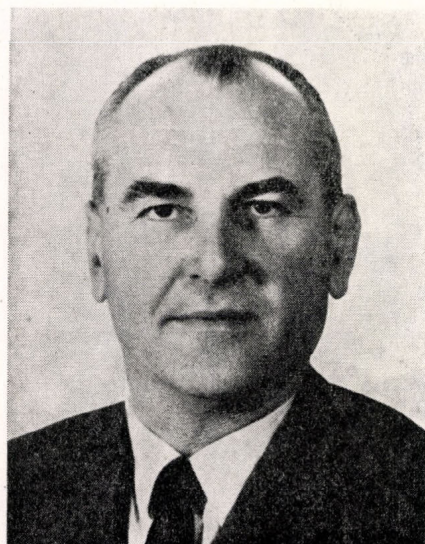
BEZNÁR ALADÁR
1945—1948



HORVÁTH JÁNOS
1949—1952



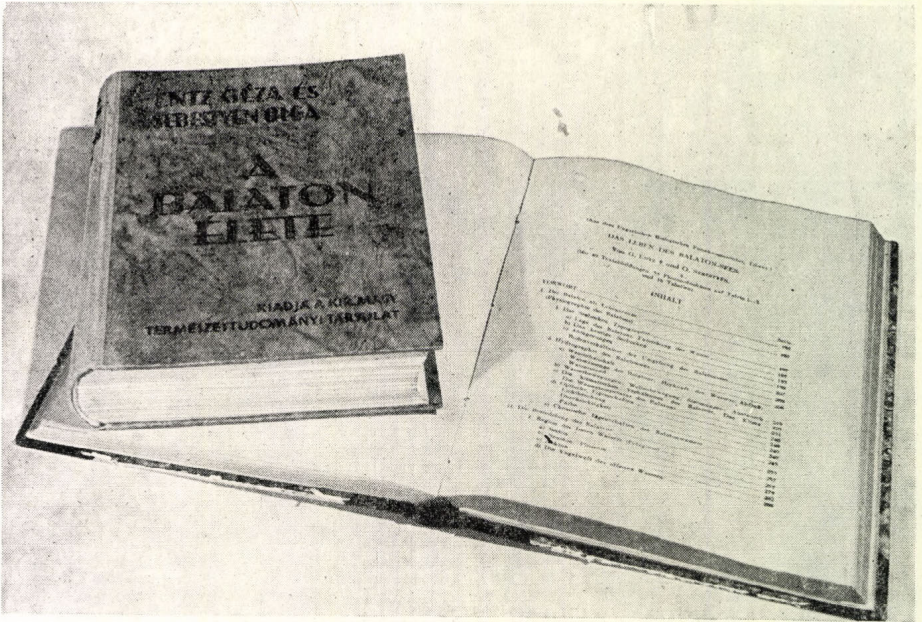
DUDICH ENDRE
1953



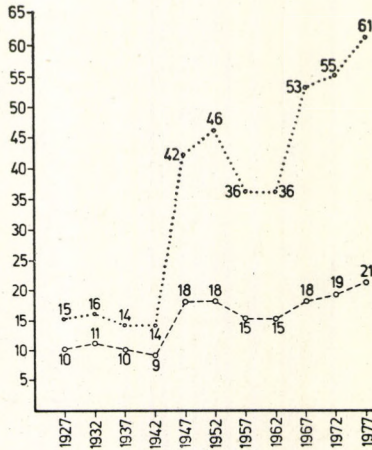
WOYNÁROVICH ELEK
1956—1960



SALÁNKI JÁNOS
1962—



A Balaton-kutatás első évtizedének eredményeit ENTZ GÉZA és SEBESTYÉN OLGA foglalták össze
 Results of the first decade of the Balaton-research were summarized by GÉZA ENTZ and OLGA SEBESTYÉN
 Результаты первого десятилетия исследования озера Балатон были подытожены с Геза Энтз и Ольга Шебештен



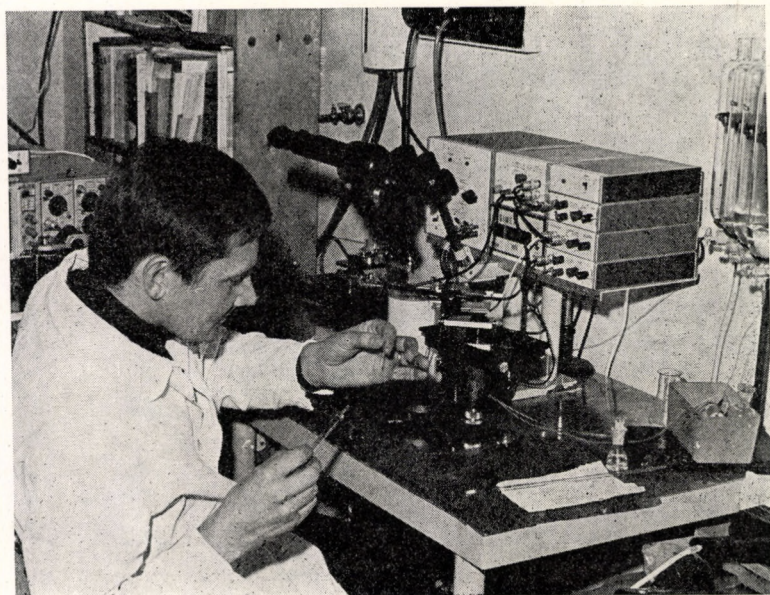
A létszám alakulása 50 év alatt: kutatók száma ○—○—○
 összes létszám ○ .. ○ .. ○
 Number of the staff during 50 years: research staff ○—○—○—○
 all personal ○ .. ○ .. ○
 Изменение числа сотрудников Института за 50 лет:
 Число научных сотрудников ○—○—○—○
 Число всех сотрудников ○ .. ○ .. ○



A neurobiológia és limnológia területén több nemzetközi szimpoziумot rendezett az Intézet az elmúlt 10 évben

During the past 10 years several international symposia were organised by the Institute in neurobiology and limnology

В Институте за последние 10 лет было организовано несколько симпозиумов в области нейробиологии и лимнологии



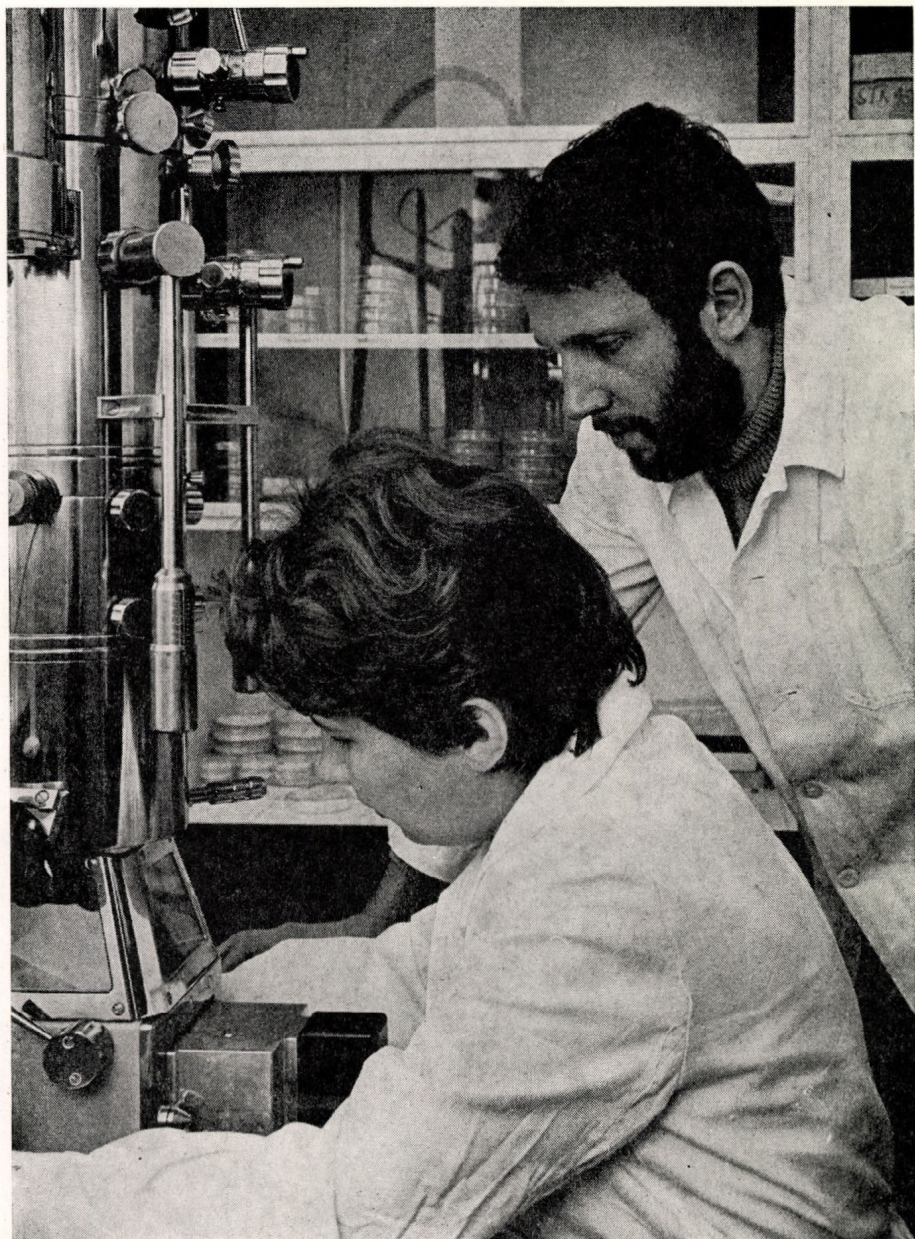
Mikroelektrofiziológiai laboratórium részlete.

Part of a laboratory for microelectrophysiology.

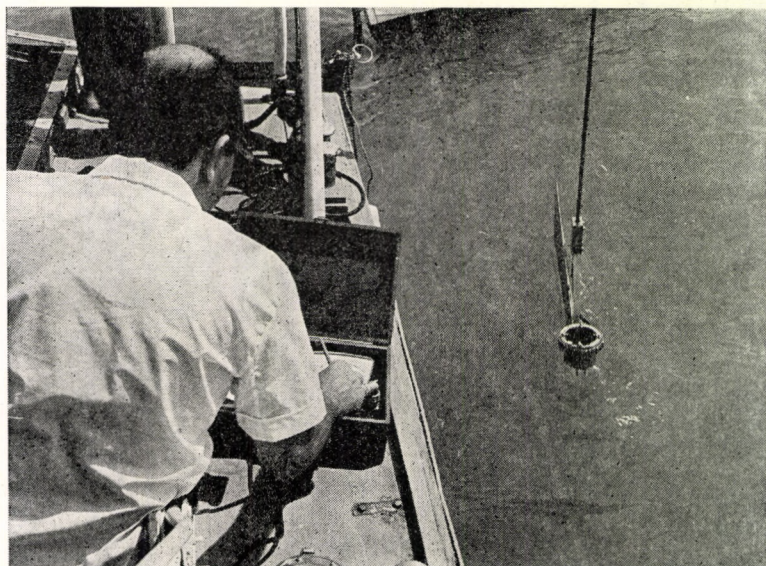
Вид микроэлектрoфизиологической лаборатории



Aktivításszabályozás vizsgálata a neurokémiai laboratóriumban
Investigation of activity regulation in the laboratory for neurochemistry
Исследование регуляции активности беззубки в химической лаборатории



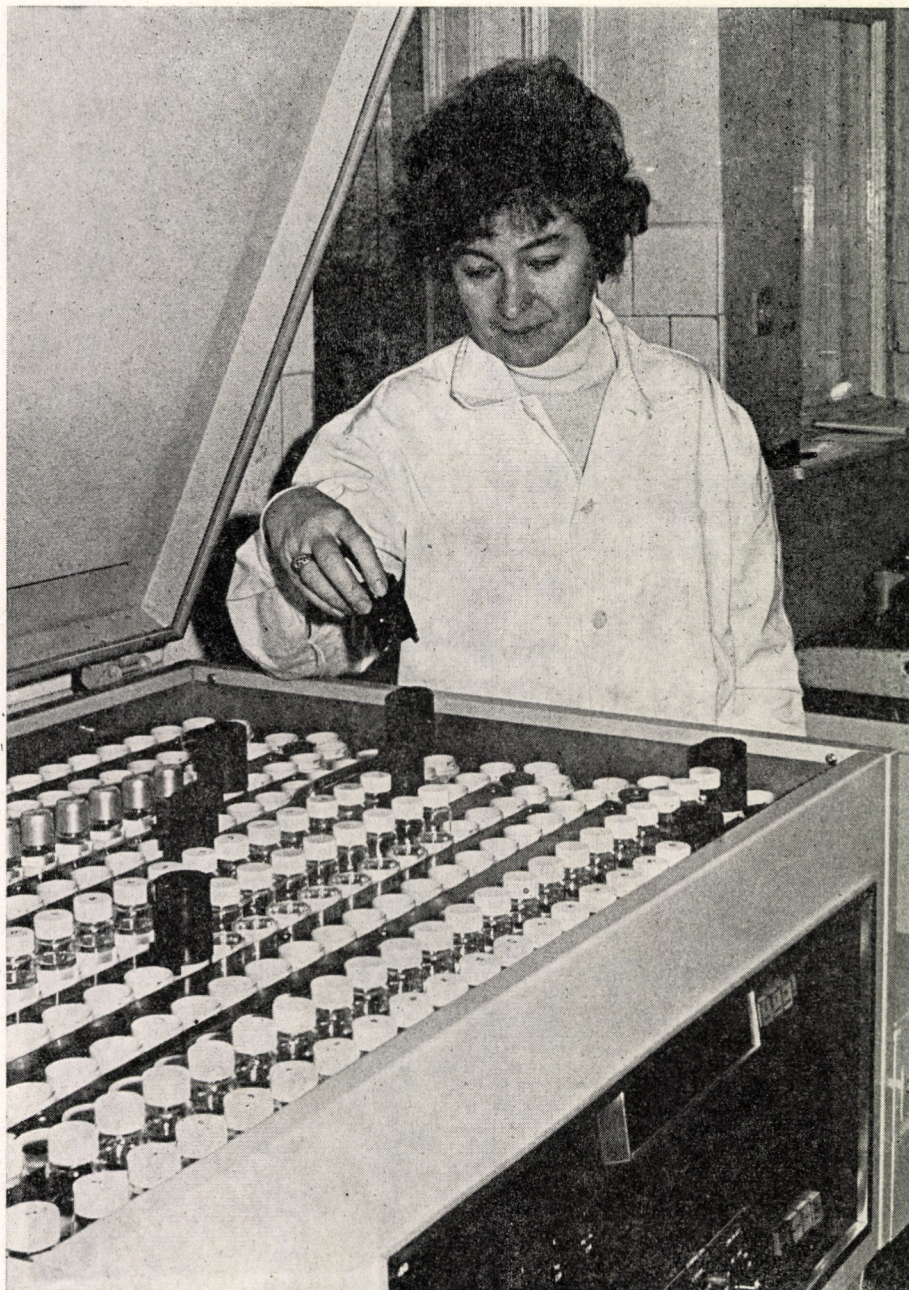
Elektronmikroszkópos laboratórium
Electronmicroscopical laboratory
Лаборатория электронной микроскопии



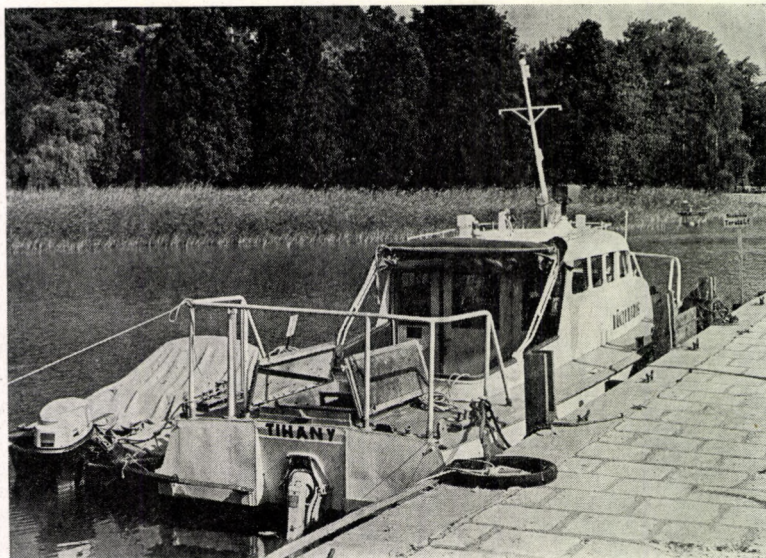
Vizátlátszóság vizsgálata a kutatóhajóról
Measurement of transparency from the research boat
Исследование прозрачности воды на палубе корабля



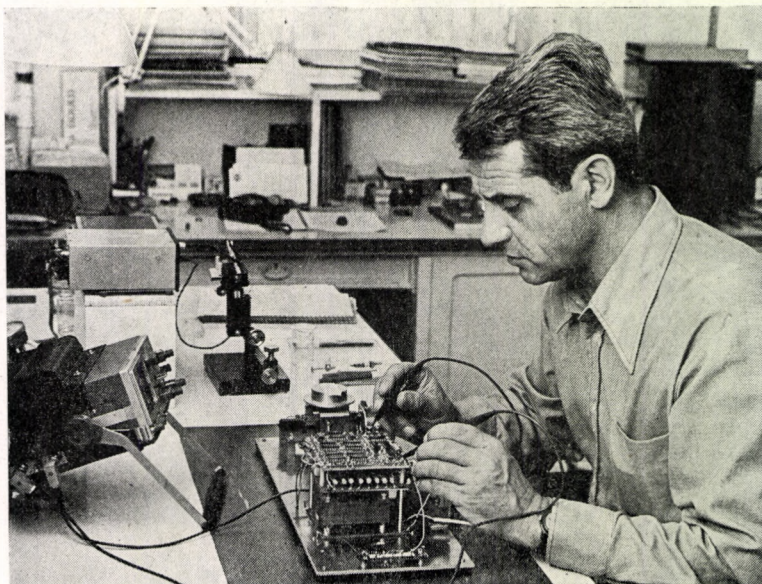
Zooplankton laboratóriumi vizsgálata
Investigation of zooplankton in the laboratory
Исследование зоопланктона в лаборатории



A tápláléklánc vizsgálata izotópos eljárással
Food-chain investigation with isotopes
Исследование цепи питания изотопным методом



Kutatóhajó és csónak az intézeti kikötőben
 Research boats in the harbour of the Institute
 Корабль и лодка, предназначенные для исследования у пристани Института



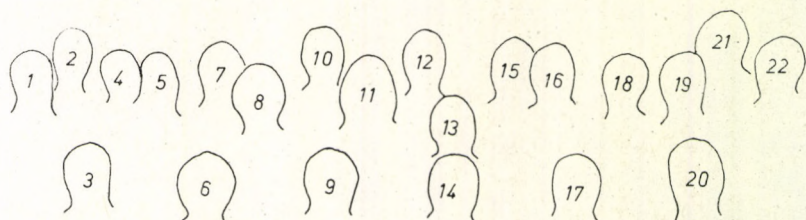
Kutatási eszközök előállítás
 Construction of research equipments
 Производство научного оборудования



[M. V. KELDIS akadémikusnak, a Szovjetunió Tudományos Akadémiája elnökének (jobbról) mutatja be az Intézetet SALÁNKI JÁNOS igazgató
 Demonstration of the Institute's activity to M. V. KELDIS, President of the Soviet Academy of Sciences (to the right) by J. SALÁNKI, Director of the Institute
 Академику М. В. Келдышу, президенту АН СССР (на правой стороне) показывает лаборатории директор Института, Янош Шаланки



ERDEY-GRÚZ TIBOR akadémikus, a Magyar Tudományos Akadémia főtitkára a Biológiai Osztály vezetőségével látogatást tett az Intézetben 1967-ben
 TIBOR ERDEY-GRÚZ, General Secretary of the Hungarian Academy of Sciences visited the Institute together with the board of the Biological Section in 1967
 Академик Тибор Эрдей-Груз, главный секретарь АН Венгрии и руководители Биологического Отдела посетили Институт в 1967 году



Az Intézet jelenlegi kutatói
Present research staff of the Institute
Научные сотрудники Института в 1977 году

1 — dr. BIRÓ PÉTER; 2 — dr. VARANKA ISTVÁN; 3 — VÉRO MIHÁLY; 4 — dr. KISS ISTVÁN; 5 — dr. HERODEK SÁNDOR; 6 — Dr. S.-RÓZSA KATALIN; 7 — TÁTRAI ISTVÁN; 8 — dr. P.-ZÁNKAI NÓRA; 9 — dr. PONYI JENŐ; 10 — PRÉsing MÁTYÁS; 11 — HERNÁDI LÁSZLÓ; 12 — dr. VÖRÖS LAJOS; 13 — H.-DOBÓ KATALIN; 14 — Dr. SALÁNKI JÁNOS; 15 — dr. ELEKES KÁROLY; 16 — VADÁSZ ISTVÁN; 17 — dr. BENEDECZKY ISTVÁN; 18 — dr. KISS TIBOR; 19 — dr. BANKÓS LÁSZLÓ; 20 — dr. ENTZ BÉLA; 21 — dr. NEMCSÓK JÁNOS; 22 — dr. HIRIPI LÁSZLÓ

1 — Dr. PÉTER BIRÓ; 2 — Dr. ISTVÁN VARANKA; 3 — MIHÁLY VÉRO; 4 — Dr. ISTVÁN KISS; 5 — Dr. SÁNDOR HERODEK; 6 — Dr. KATALIN S.-RÓZSA; 7 — ISTVÁN TÁTRAI; 8 — Dr. NÓRA P.-ZÁNKAI; 9 — Dr. JENŐ PONYI; 10 — MÁTYÁS PRÉsing; 11 — LÁSZLÓ HERNÁDI; 12 — Dr. LAJOS VÖRÖS; 13 — KATALIN H.-DOBÓ; 14 — Dr. JÁNOS SALÁNKI; 15 — Dr. KÁROLY ELEKES; 16 — ISTVÁN VADÁSZ; 17 — Dr. ISTVÁN BENEDECZKY; 18 — Dr. TIBOR KISS; 19 — Dr. LÁSZLÓ BANKÓS; 20 — Dr. BÉLA ENTZ; 21 — Dr. JÁNOS NEMCSÓK; 22 — Dr. LÁSZLÓ HIRIPI

1 — Петер Биро; 2 — Иштван Варанка; 3 — Михай Веро; 4 — Иштван Киши; 5 — Шандор Херодек; 6 — Кatalин Ш.-Рожа; 7 — Иштван Татрай; 8 — Нора П.-Занкаи; 9 — Енё Пони; 10 — Матяш Прешинг; 11 — Ласло Хернади; 12 — Лаёш Вёрёш; 13 — Кatalин Х.-Добо; 14 — Янош Шаланки; 15 — Карой Элекеш; 16 — Иштван Вадас; 17 — Иштван Бенедецки; 18 — Тибор Киши; 19. — Ласло Банкош; 20 — Бела Энтц; 21 — Янош Немчок; 22 — Ласло Хирипи

**MONOAMINOK LOKALIZÁCIÓJA A TAVI KAGYLÓ
(ANODONTA CYGNEA L.)
KÖZPONTI IDEGRENSZERÉBEN**

ELEKES KÁROLY

Az idegi működés illetve az ingerületáttevődés szempontjából alapvető transzmitter anyagok közül a monoaminok (MA) fordulnak elő nagy koncentrációban a kagylók központi idegrendszerében [9, 10, 22, 23]. A biogén monoaminok alapvető szerepe a tavi kagyló magatartásának szabályozásában is bizonyítottan tekinthető [11, 20, 21]. A fenti eredményekkel szemben a biogén MA szubcelluláris tárolásával és lokalizációjával kapcsolatban nem rendelkezünk egyértelmű adatokkal. Ez a probléma volt az utóbbi években (1971–1976) munkánk fő célja, melynek során megkíséreltük felderíteni és identifikálni azokat az ultrastrukturális alkotórészeket, melyek a biogén MA-ok tárolásában és felszabadításában elsődleges szereppel bírnak a tavi kagyló központi neuronjaiban.

A vizsgálatokat négy különböző módszertani megközelítéssel végezzük: 1. differenciál és sűrűséggradiens centrifugálás, összekapcsolva az egyes frakciók elektronmikroszkópos elemzésével; 2. a neuronok vezikulapopulációjának ultrastrukturális vizsgálata, különös tekintettel az egyes fixálási eljárások hatására; 3. a ganglionok MA szintjét és az állatok magatartását befolyásoló farmakológiai kezelések hatásának morfológiai tanulmányozása; 4. jelölt MA felvételének és lokalizációjának tisztázása a ganglionokban fény- és elektronmikroszkópos autoradiográfiás úton.

**Monoaminok szubcelluláris lokalizációja
differenciál és sűrűséggradiens centrifugálás módszerével**

HIRIPI és munkatársai [12] szerint differenciál és sűrűséggradiens centrifugálást követően a ganglionok 5HT, DA és NA tartalmának 90%-a kötött állapotban fordul elő. A kötött MA legnagyobb része (60–70%) a mitochondriális frakcióban található. A mitochondriális frakció sucrose gradiensen elkülönített szubfrakcióinak spektrofluorimetriás és elektronmikroszkópos vizsgálata azt mutatta, hogy a három MA-t nagy relatív specifikus aktivitással tartalmazó szubfrakciók igen sok idegvégződést és azokban lokalizált dense-core vezikulákat (DCV) tartalmaznak (*I. táblázat*). Ehhez lényegében teljesen hasonló eredményeket kaptunk *Helix pomatia* központi idegrendszerében a fenti eljárást követően [7, 13]. A fenti eredmények egyrészt alátámasztják a MA interneuro-

I. TÁBLÁZAT

Monoaminok százalékos eloszlása és RSA értékei a mitochondriális frakció alfrakcióiban

Frakció	5HT		DA		NA	
	%	(RSA)	%	(RSA)	%	(RSA)
P ₂ A	23,2 ± 4,3	0,72 ± 0,14	32,2 ± 4,5	0,82 ± 0,08	27,5 ± 4,9	0,67 ± 0,03
P ₂ B	42,3 ± 3,0	1,40 ± 0,02	32,8 ± 7,0	1,48 ± 0,08	39,0 ± 6,1	1,74 ± 0,06
P ₂ C	34,4 ± 1,4	0,39 ± 0,09	36,7 ± 12,8	0,91 ± 0,14	33,5 ± 10,6	0,87 ± 0,10

nális transzmitter szerepét a tavi kagyló központi idegrendszerében, másrészt egyértelműen utalnak a DCV szerepére valamennyi MA tárolásában, illetve rámutatnak 5HT axonális jelenlétére is. Ez utóbbi tény sem fluorescens hisztokémiai, sem mikrospektrofluorimetriás vizsgálatokkal a ganglionokban nem volt kimutatható [23, 25]. Ugyanakkor a DCV-k pontos szerepe az egyes MA-ok tárolásában ezen kísérletek során nem határozható meg. Ennek oka elsődlegesen az, hogy a vezikulák morfológiai heterogenitása az egyes frakciók elkülönítése során is fennmarad, illetve nem lehetett olyan frakcióit elkülöníteni, amely csak egyféle vezikulát és egy MA-t tartalmazott volna.

A tavi kagyló központi neuronjainak vezikulapopulációja

Korábbi egyszerű OsO₄ fixálást követő vizsgálatokkal [24] szemben glutáraldehid-osmium kettős fixálás után az Anodonta ganglionokban 5 különböző típusú vezikula volt elkülöníthető: üres (CV — 600—800 Å), kis dense-core (SDCV — 700—1200 Å), nagy dense-core (LDCV — 1200—1600 Å), excentrikus dense-core (EDCV — 1000—2000 Å) vezikulák, valamint neuroszekretoros jellegű granulomok (PNV — 1000—1900 Å) (1. ábra). Az általunk alkalmazott kettős fixálástól [6] eltérő különböző fixálási eljárások során is megvizsgáltuk a vezikulapopuláció összetételét és morfológiáját [3]. A fixálási sorrend megváltoztatása (osmium-glutáraldehid-osmium, együttes fixálás glutáraldehid és osmium 1 : 1 arányú keverékével), nehézfém-sós (K₂Cr₂O₇) fixálás különböző pH-értékeken való alkalmazása, különböző blokkfestések (uranylacetát, foszforwolframsav) egyaránt a vezikulapopuláció heterogén összetételét igazolták, de rámutattak arra a tényre is, hogy a különböző vezikula típusok morfológiáját, a vezikulamatrixok szerkezetét alapvetően befolyásolja a fixálás módja. Megállapítható volt az is, hogy az alkalmazott fixálásoktól függően változik a granuláris és üres vezikulák aránya az idegvégződéseken és axonprofilokban (2. ábra). Ez az összefüggés a KMnO₄ fixálástól eltekintve lényegében hasonlít a gerinces perifériás autonóm idegekben kapott eredményekhez [1], melyek szerint szintén a glutáraldehid-dikromát-osmium hármas fixálás őrzi meg legjobban a dense közepet és a szimpla osmium a legkevésbé.

Fenti vizsgálataink arra mutatnak rá, hogy a vezikula matrix szerveződése elsősorban az alkalmazott fixálóval és a fixálási körülményekkel szemben megnyilvánuló reakció, függetlenül a vezikula pillanatnyi MA-tartalmától.

Farmakológiai kezelések hatása a neuronok illetve a vezikulapopuláció ultrastruktúrájára

α -methyl-noradrenalin hatása

Altalánosan elfogadott, hogy a KMnO_4 fixálás után a dense közép a vezikula MA-tartalmát reprezentálja a fixálás pillanatában [15]. Ennek figyelembevételével a következő kísérletet végeztük el tavi kagyló ganglionjaival: valamennyi ganglionpár egyik felét csak Anodonta-fiziológiás oldatban, másik felét 10 vagy 100 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA-t (melyről ismert, hogy mint 'false transmitter' beépül a catecholamin tároló struktúrákba) tartalmazó Anodonta-fiziológiás oldatban inkubáltuk. Az inkubáló médium hőmérsékletét valamint összetételét alkalmanként változtattuk (II. táblázat). Az inkubációt követően a gang-

II. TÁBLÁZAT

*α -m-NA inkubáció hatása a ganglionok üres és granulás vezikula tartalmára
illetve az üres vagy granulás vezikulákat tartalmazó axonprofilok arányára*

	Anodonta fiziológiás oldat 25 °C		Anodonta fiziológiás oldat + EDTA, glukóz, aszkorbinsav					
	Kontroll	100 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA	25 °C			30 °C		
			Kontroll	10 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA	100 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA	Kontroll	10 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA	100 $\mu\text{g/ml}$ α -m-NA
% axon üres/granulált vezikulákkal	65/35	68/32	66/34	71/29	62/38	61/39	80/20	57/43
% vezikula üres/granulált	81/19	88/12	91/9	90/10	86/14	90/10	89/11	86/14

lionokat 3%-os KMnO_4 -ben fixáltuk. A kontroll ganglionokban elektronmikroszkóposan két alapvető axontípus figyelhető meg: 1. 1000 Å körüli üres vezikulákat tartalmazó profilok és 2. 700–1400 Å közötti dense-core (granulás) és az előbbi vezikulákat keverten tartalmazó axonok. Az α -m-NA-nal előinkubált ganglionok vezikulapopulációjának összetételében illetve ultrastruktúrájában lényeges változást nem tudtunk megfigyelni. Ezt teljes mértékben alátámasztják azok a statisztikai adataink, melyeket a kezelt és kontroll ganglionok granulás és üres vezikulái arányának valamint a csak üres és granulás vezikulákat tartalmazó axonprofilok számarányának összehasonlításával kaptunk (II. táblázat). Látható, hogy a granulás vezikulákat tartalmazó axonok, illetve a granulás vezikulák számaránya nem növekszik meg lényegesen az α -m-NA kezelést követően. Így kísérleteink arra mutatnak, hogy 1. a ganglionok neuropiljében az axonprofilok maximum 35–40%-a tekinthető biztosan catecholaminergnek és 2. a glutáraldehyd-osmium vagy hármas fixálás [3] illetve a szimpla OsO_4 fixálás után az axonokban megfigyelhető nagyszámú DCV nem csak catecholamint tárol.

Reserpin hatása

Reserpin kezelést követően 24 órával közel 50%-os, 20 nappal később pedig már 90%-os csökkenést lehetett detektálni a ganglionok MA tartalmában [11]. A reserpin jellegzetes MA-ürítő hatását korábbi fluorescens hisztokémiai eredmények is kimutatták [23]. Vizsgálva a két kezelési időpontban a ganglionokat glutáraldehyd-osmium kettős fixálás után a biokémiai mérések alapján várható változások nem következtek be a vezikulapopuláció ultrastruktúrájában, és az axonprofilokban továbbra is elsősorban DCV-k voltak megfigyelhetők (3. ábra). Ezt alátámasztja a kontroll és kezelt ganglionok axonprofiljai granuláris és üres vezikulaszámának összehasonlítása (III. táblázat).

III. TÁBLÁZAT

Az axonprofilokban megfigyelhető üres és dense-core vezikulák arányának alakulása különböző időpontban reserpin kezeléseket követően

	kontroll	reserpin/24 óra	reserpin/20 nap
granulált/üres vezikula %	70/30	75/25	77/23

látat). Ez az eredmény jól mutatja, hogy a glutáraldehyd-osmium kettős fixálást követően a vezikulák MA tartalma nem áll egyenes arányban a vezikulák dense közepének állapotával.

Ugyanakkor, ha a MA tárolásban feltehetőleg szerepet játszó SDCV, LDCV és EDCV vezikulák dense közepi méretei alapján a kezelés előtt és után kapott gyakoriság-eloszlási hisztogramokat összehasonlítjuk, akkor a drasztikus ultrastrukturális változások hiánya ellenére is jól tükröződik a reserpin hatása a DCV-re (4. ábra). Ezt elemezve, különösen a kezelést követő 20. napon figyelhető meg jelentős 2 fázisra különíthető változás a dense közepi méreteiben. A nagyobb méretű (1350–1700 Å) dense közepi méreteinek csökkenése és a közepméretűek (1050–1200 Å) szaporodása megfelelhet az LDCV és EDCV típusokban bekövetkező változásoknak. Míg a 700–850 Å átmérőjű populáció helyett egy 350–500 Å-ös csoport jelenik meg, és ez valószínűleg az SDCV csoport változásait tükrözi. Ezen kétfázisú változás egyben valószínűleg felveti, hogy a morfológiailag különböző vezikula és granulumtípusok eltérő szerepet játszanak a MA tárolásában a tavi kagyló központi idegrendszerében.

6-OHDA hatása

A kémiai szimpatectomia (6-OHDA kezelés) jellegzetes ultrastrukturális degenerációt okoz a ganglionok neuropiljét alkotó axonok egy részében [8]. A degeneráció legjellemzőbb formái a 1. terminális degeneráció (5. ábra) és a 2. preterminális axondilatáció, mely egyben a terminális degeneráció közvetett bizonyítéka is. A degenerációs jelenségeket intenzív gliaemésztés kíséri. E megfigyeléseink arra mutatnak, hogy a tavi kagyló primitív idegrendszere gyakorlatilag hasonlóan reagál a 6-OHDA alkalmazására, mint a magasabbrendű gerinceseké [2, 19]. Figyelemreméltó, hogy a ganglionok kérgi részét

alkotó sejttetek nem mutattak semmilyen károsodást sem elektronmikroszkópos, sem fénymikroszkópos szinten. Ez azt jelzi, hogy ugyanazon kagyló neuronban 6-OHDA-val szemben eltérő érzékenyséű területeket lehet elkülöníteni.

6-OHDA kezelés további adatokat szolgáltatott a DCV-k MA tároló szerepére is. A degenerálódó axonprofilok is ép DCV-kat tartalmaznak és ez egyrészt a vezikulák catecholamin tároló szerepére, másrészt pedig a 6-OHDA intragranuláris beépülésére utal. A vezikulák dense közepeinek átmérői alapján felvett gyakoriság eloszlási hisztogramok is a DCV és a 6-OHDA hatásának közvetlen kapcsolatát mutatják (6. ábra). 6-OHDA kezelés után 4 órával a kisebb méretű dense közepek (700 Å) számának csökkenése a 6-OHDA intragranuláris beépülésével lehet kapcsolatban. A catecholamin szint jelentős mérvű csökkenése ugyanakkor csak 48 órával a kezelés után indul meg és ez jól korrelál a dense közepek ekkor mért intenzív, 6-OHDA beépülés miatt bekövetkező egyfázisú átmérő növekedésével.

Jelölt 5HT felvételének autoradiográfiás vizsgálata tavi kagyló ganglionjaiban

Vizsgálataink azon a jól ismert elven [16, 17] alapultak, hogy a különböző transzmitter típusú neuronok specifikus, nagy affinitású felvevő-mechanizmussal rendelkeznek azon transzmitterrel szemben, melyet fiziológiásan felszabadítanak. A jelölt 5HT-t (^3H -5HT) tartalmazó médiumban való inkubálást követően elemeztük fény- és elektronmikroszkóposan az ezüst szemcsék lokalizációját és eloszlását a ganglionokban [4].

A fénymikroszkópos autoradiográfia kimutatta, hogy a jelölt 5HT-t a neuropil axonprofiljai és a sejttetek közötti axonkötegek veszik fel (7. ábra). Ez a tény összhangban a sűrűséggradiens centrifugálás eredményeivel [12] bizonyítja 5HT-tartalmú axonok jelenlétét a tavi kagyló központi idegrendszerében. A ^3H -5HT-vel inkubált és glutaraldehiddel illetve paraformaldehiddel fixált ganglionok autoradiogramjainak fénymikroszkópos összehasonlítása alapján a felvett 5HT makromolekuláris kötődése [18] is megállapítható.

Az elektronmikroszkópos autoradiográfia alkalmazásával a jelölt 5HT-t közvetlenül EDCV-k felett vagy elsősorban olyan axonokban lehetett lokalizálni, melyek ezt a DCV típust is tartalmazzák [5] (8. ábra). Ilyen módon lehetőség nyílik arra, hogy az EDCV-k jelenléte alapján a tavi kagyló központi idegrendszerében az 5HT-tartalmú axonokat ultrastrukturálisan identifkálni tudjuk.

LOCALIZATION OF BIOGENIC MONOAMINES IN THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF FRESH WATER MUSSEL (*ANODONTA CYGNEA* L.)

KÁROLY ELEKES

Among the transmitter substances playing fundamental role in the functions of the nervous system as well as in the processes of the neural transmission the biogenic monoamines (MA) can be found in high concentration in the

central nervous system of the mussels [9, 10, 22, 23]. The importance of the MA in the regulation of the activity of the fresh water mussel is also proved [11, 20, 21]. In spite of the above results, there are only a few and ambiguous results on the subcellular storage and localization of the MA. Therefore, this problem was first of all the aim of our research work during the last years (1971—1976). An attempt was made to find and to identify the ultrastructural components which may play primary role in the storage and release of the MA in the central neurones of the fresh water mussel.

The investigations were performed by four different methodological approaches: 1. differential and density gradient centrifugation, connected with the electron microscopic analysis of the different fractions; 2. the fine structural investigation of the vesicle population of the neurones, with particular reference to the effect of different fixation procedures employed; 3. the ultrastructural investigation of the effect of the different pharmacological treatments affecting the MA level of the ganglia and the behaviour of the animals; 4. the clearing up of the uptake and localization of labelled MA in the ganglia by means of light and electron microscopic autoradiography.

Subcellular localization of biogenic monoamines by differential and density gradient centrifugation

According to HIRIPI et al. [12], 90 per cent of the serotonin (5HT), dopamine (DA) and noradrenaline (NA) content of the ganglia can be found in bound form following differential and density gradient centrifugation. The greatest part of the bound MA (60—70%) can be found in the mitochondrial fraction. The spectrofluorimetric and electron microscopic investigation of the subfractions of the mitochondrial fraction separated on a sucrose gradient showed that the subfractions containing the three MA with high relative specific activity contained a high number of synaptosomes and dense-core vesicles (DCV) localized in the nerve ending (*Table I*). Essentially quite similar results were obtained on the central nervous system of the snail, *Helix pomatia* [7, 13] following the application of the same method. The above results suggest, on the one hand, the intraneuronal transmitter role of the MA in the central nervous system of the fresh water mussel, and on the other, they show unequivocally the role of the ECV in the storage of all the three MA. In addition, they

TABLE I

The percentage distribution and the RSA values of the monoamines in the subfractions of the mitochondrial fraction

Fractions	5HT		DA		NA	
	%	(RSA)	%	(RSA)	%	(RSA)
P ₂ A	23.2 ± 4.3	0.72 ± 0.14	32.2 ± 4.5	0.82 ± 0.08	27.5 ± 4.9	0.67 ± 0.03
P ₂ B	42.3 ± 3.0	1.40 ± 0.02	32.8 ± 7.0	1.48 ± 0.08	39.0 ± 6.1	1.74 ± 0.06
P ₂ C	34.4 ± 1.4	0.39 ± 0.09	36.7 ± 12.8	0.91 ± 0.14	33.5 ± 10.6	0.87 ± 0.10

point to the axonal presence of 5HT, too. This latter fact was observed neither by fluorescence histochemical method nor by mikrospectrofluorimetric investigations in the ganglia [23, 25]. At the same time, the exact role of the DCV in the storage of the different MA could not be determined in the course of these experiments. Its cause is the fact that after the separation of the single fractions, the morphological heterogeneity of the vesicles prevail and it was not possible to separate a fraction containing only one kind of MA or one kind of vesicles only.

The vesicle population of the central neurones of the fresh water mussel

In spite of former results obtained after single OsO_4 fixation [24], five different vesicle types could be distinguished as follows: clear (CV — 600—800 Å), small dense-core (SDCV — 700—1200 Å), large dense-core (LDCV — 1200—1600 Å), excentric dense-core (EDCV — 1000—2000 Å) vesicles, and granules of neurosecretory character (PNV — 1000—1900 Å) (*Fig. 1*). Following several fixation procedures differing from the double, glutaraldehyde-osmium tetroxide fixation [6] employed generally by us the composition and morphology of the vesicle population was also analyzed [3]. The heterogeneous composition of the vesicle population was also proved by altering the sequence of fixation (osmium-glutaraldehyde-osmium, fixation with the 1 : 1 mixture of glutaraldehyde and osmium), by fixing with heavy metals ($\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$) at different pH values, by different block stainings (uranyl acetate, phosphotungstic acid). However, these procedures also showed that the morphology of the different vesicle types, the composition of the vesicle matrices are fundamentally influenced by the method of fixation. It was also established that the rate of the clear and granular vesicles in the nerve endings and axon profiles depends on the fixations employed (*Fig. 2*). Apart from the KMnO_4 fixation, this connection is basically similar to the results obtained on vertebrate peripheral autonomic nerves [1], according to which the best preservation of the dense cores was observed after a triple fixation with glutaraldehyde-dichromate-osmium, while the single osmium fixation is at least suitable for this purpose.

The above investigations show that the organization of the vesicle matrix is a reaction manifesting itself first of all against the fixative employed and the conditions of fixations, independently from the momentary MA-content of the vesicle.

Effects of pharmacological treatments on the ultrastructure of neurones and the vesicle population

Effects of α -methyl-noradrenaline

It is generally accepted that following KMnO_4 fixation, the dense-core represents the MA-content of the vesicle in the moment of fixation [15]. Taking this into consideration, the following experiment was performed on the ganglia of the fresh water mussel: one half of all pairs of ganglia was incubated only in Anodonta saline, while the other halves were maintained in Anodonta

TABLE II

The effect of α -m-NA on the rate of the clear and granular vesicles of the ganglia and on the rate of the axon profiles containing clear or granular vesicles

	<i>Anodonta</i> physiological saline		<i>Anodonta</i> physiological saline + EDTA, glucose, ascorbic acid					
	25 °C		25 °C			30 °C		
	Control	100 μ g/ml α -m-NA	Control	10 μ g/ml α -m-NA	100 μ g/ml α -m-NA	Control	10 μ g/ml α -m-NA	100 μ g/ml α -m-NA
% axon with clear/granular vesicles	65/35	68/32	66/34	71/29	62/38	61/39	80/20	57/43
% vesicle clear/granular	81/19	88/12	91/9	90/10	86/14	90/10	89/11	86/14

saline containing 10 or 100 μ g/ml α -m-NA (known to be taken up by catecholamine-containing structures). The temperature and composition of the incubation medium were occasionally altered (*Table II*). The ganglia were fixed in 3 per cent KMnO_4 following incubation. In the control ganglia two fundamental axon types can be observed electron microscopically: 1. axon profiles containing clear vesicles with a diameter of 1000 Å, and 2. axons containing the mixed population of dense-core (granular) vesicles with 700–1400 Å diameter and the former vesicle type. Significant alterations in the composition and ultrastructure of the vesicle population of the ganglia preincubated with α -m-NA were not observed. It is strongly supported by statistical data obtained by the comparison of the rate of the granular and clear vesicles in the control and preincubated ganglia, and by the comparison of the number of the axons containing only clear vesicles and a mixed population of the clear and granular vesicles, respectively (*Table II*). It can be seen that the number of the granular vesicles and the axon profiles containing granular vesicles, respectively, do not significantly increase following the α -m-NA treatment. Thus, our experiments show that 1. 35–40 per cent of the axon profiles in the neuropile of the ganglia can definitely be regarded as catecholaminergic ones and 2. the numerous dense-core vesicles observed in the axons after glutaraldehyde-osmium or triple fixation [3] as well as after the single OsO_4 fixation [24] do not contain only catecholamines.

Effects of reserpine

The MA-content of the ganglia was decreased by 50 per cent 24 hours following reserpine treatment, while a 90 per cent decrease was detected 20 days after administration [11]. The characteristic MA-depleting effect of the reserpine has formerly been shown by fluorescence histochemical investigations [23]. Investigating the double fixed (glutaraldehyde-osmium) ganglia at the two points of time after reserpine treatment the changes which could be probable on the basis of the biochemical measurements were not seen in the ultrastructure of the vesicle population. The DCV appeared also to be dominant in the axon profiles (*Fig. 3*). This is supported by comparing the number of the

TABLE III

*The change of the rate of the clear and granular vesicles
in the axon profiles at different times after reserpine treatment*

	Control	reserpine/24 hours	reserpine/20 days
granular/clear vesicles %	70/30	75/25	77/23

granular and clear vesicles of the axon profiles of the ganglia (*Table III*). This result illustrates well that the MA-content of the vesicles is not strongly correlated with the appearance of the dense cores of the vesicles after glutaraldehyde-osmium fixation.

At the same time, the frequency distribution histograms obtained before and after the treatment on the basis of the diameters of the dense cores of the SDCV, LDCV and EDCV types playing presumably a role in the MA storage, the effect of the reserpine on the DCV is well reflected in spite of the lack of the drastic ultrastructural changes (*Fig. 4*). A significant change in the diameters of the dense cores can first of all be observed on the 20th day after administration which can be differentiated into two phases. The decrease of the dense cores of larger diameter (1350–1700 Å) and the increase of the medium-sized (1050–1200 Å) cores may correspond to the alterations ensued in the LDCV and EDCV types. At the same time, a group of 350–500 Å appears instead of the population with 700–850 Å diameter and this presumably shows the alterations of the SDCV group. On the basis of this two-phased alteration it may also be supposed that the morphologically different vesicle and granule types play different role in the storage of the MA in the central nervous system of the fresh water mussel.

Effect of 6-OHDA

Characteristic ultrastructural degeneration is caused by chemical sympathectomy (6-OHDA) in a part of the axons composing the neuropile of the ganglia [8]. The most characteristic forms of the degeneration are the following: 1. terminal degeneration (*Fig. 5*) and 2. preterminal axon dilatation which is, at the same time, the indirect evidence of terminal degeneration. The degenerative phenomena are accompanied by an intense glial digestion. These observations prove that the primitive nervous system of the fresh water mussel shows a similar reaction to the administration of the 6-OHDA as higher vertebrates do [2, 19]. It is remarkable that the perikarya comprising the cortical layer of the ganglia did not show any damage either at electron microscopic or light microscopic level. It indicates that a mussel neurone may have different parts showing different sensitivity against 6-OHDA.

In the course of the 6-OHDA treatment, further data were also obtained on the role of the DCV in the MA storage. The degenerated axon profiles contain also intact DCV and this shows, on the one hand, the role of the DCV in the catecholamine-storage, while on the other, the intragranular accumulation of the 6-OHDA. The direct connection between the DCV and 6-OHDA administration is shown by the frequency distribution histograms calculated on the basis

of the diameters of the dense cores of the vesicles (*Fig. 6*). Four hours after the 6-OHDA treatment, the decrease of the dense cores of smaller diameter (700 Å) may be related to the intragranular accumulation of 6-OHDA. At the same time, the significant decrease of the catecholamine content was only observed 48 hours after treatment and this is in good correlation with the simultaneous one-phased increase of the dense cores ensued by intensive 6-OHDA accumulation.

The autoradiographic investigation of the uptake of labelled 5HT in the ganglia of fresh water mussel

Our investigations were performed on the basis of the well-known principle [16, 17]: different neurones possess a specific, high-affinity uptake mechanism against that transmitter which is released by them physiologically. Following an incubation in a medium containing labelled 5HT (^3H -5HT), the localization and distribution of the silver grains were light and electron microscopically analyzed in the ganglia [4, 5].

It was shown by the light microscopic autoradiography that the labelled 5HT is primarily taken up by the axon profiles of the neuropile and the axon branches localizing between the perikaryons (*Fig. 7*). The presence of 5HT-containing axons in the ganglia of fresh water mussel seems to be proved by the above findings in accordance with density gradient centrifuging results [12]. The comparison of the light microscopic autoradiography of the ganglia incubated with ^3H -5HT and fixed by glutaraldehyde and paraformaldehyde, respectively, may refer to the macromolecular binding [18] of the 5HT administered exogenously.

According to the results of the electron microscopic autoradiography, the labelled 5HT was localized directly over EDCV or over axon profiles containing this DCV type, too [5] (*Fig. 8*). By this way, there is a possibility to identify ultrastructurally the 5HT-containing axons in the central nervous system of the fresh water mussel on the basis of the presence of the EDCV.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ МОНОАМИНОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ БЕЗЗУБКИ (*ANODONTA CYGNEA L.*)

КАРОЙ ЭЛЕКЕШ

Среди широко распространённых медиаторов, играющих фундаментальную роль в функционировании нервной системы, в процессах передачи возбуждения, биогенные моноамины (МА) обнаружены в значительном количестве в центральной нервной системе моллюсков [9, 10, 22, 23]. Исследована и доказана основная роль, которую играют биогенные моноамины в регуляции активности беззубки [11, 20, 21]. Однако существующие данные о субклеточном содержании и локализации биогенных МА незначительны и противоречивы. Поэтому целью настоящих исследований было выявление и идентификация тех ультраструктурных компонентов, которые играют ведущую роль в накоплении и освобождении биогенных моноаминов в центральных нейронах беззубки.

В ходе исследований были использованы четыре различных методических подхода: 1. Метод дифференциального центрифугирования и центрифугирования в градиенте плотности, связанный с электронномикроскопическим анализом различных фракций. 2. Исследование ультраструктуры популяций везикул в нейронах в условиях применения и эффекта действия различных видов фиксации. 3. Электронномикроскопическое изучение особенностей структурной организации после фармакологических воздействий на уровень содержания МА в ганглиях и на поведение животных. 4. Исследование аккумуляции и локализации меченных МА в ганглиях с помощью техники световой и электронномикроскопической автордиографии.

Изучение субклеточной локализации биогенных моноаминов методом дифференциального центрифугирования и центрифугирования по градиенту плотности

В соответствии с данными Хирипи и его сотрудников [12], 90% серотонина (5НТ), дофамина (DA) и норадреналина (NA), содержащихся в ганглиях, находятся в связанном состоянии после дифференциального центрифугирования и центрифугирования по градиенту плотности. Наибольшая часть связанных МА (60—70%) находится в митохондриальной фракции. Спектрофлуорометрические и электронномикроскопические исследования субфракций, выделенных из митохондриальной фракции с помощью сахарозного градиента, показали, что субфракции, содержащие три моноамина с относительно высокой специфической активностью, содержали также значительное количество синапсом и синаптических пузырьков с электронноплотным центром (DCV), сосредоточенных в нервных окончаниях (Таблица I). Результаты, подобные этим, были получены также при изучении центральной нервной системы виноградной улитки *Helix pomatia* с помощью упомянутого метода [7, 13]. Приведенные результаты подтверждают с одной стороны представление о межнейронной медиаторной функции МА в центральной нервной системе беззубки и с другой — показывают вероятную роль везикул с электронноплотным центром (DCV) в содержании всех трёх моноаминов, что также указывает на существование в аксонах 5НТ. Этот последний факт не был установлен в ганглиях ни с помощью флуоресцентного гистохимического метода, ни с помощью метода микроспектрофлуориметрии [23, 25]. В то же время с помощью этих методов невозможно было определить роль везикул (DCV) в содержании различных МА.

ТАБЛИЦА I.

Процентное распределение моноаминов и их относительная специфическая активность (ОСА) в субфракциях митохондриальной фракции

Фракция	5НТ		DA		NA	
	%	(ОСА)	%	(ОСА)	%	(ОСА)
P ₂ A	23,2±4,3	0,72±0,14	32,2± 4,5	0,82±0,08	27,5± 4,9	0,67±0,03
P ₂ B	42,3±3,0	1,40±0,02	32,8± 7,0	1,48±0,08	39,0± 6,1	1,74±0,06
P ₂ C	34,4±1,4	0,39±0,09	36,7±12,8	0,91±0,14	33,5±10,6	0,87±0,10

Причиной этого являлось, во первых, то, что морфологическая гетерогенность везикул сохраняется после выделения отдельных фракций, во вторых, невозможно было выделить такую фракцию, которая содержала бы только один моноамин.

Популяция везикул в центральных нейронах беззубки

В отличие от данных, полученных ранее [24] после простой осмиевой фиксации, наблюдались пять различных типов везикул: пустые везикулы (CV — 600—800 Å), малые везикулы с электронноплотным центром (SDCV — 700—1200 Å), большие везикулы с электронноплотным центром (LDCV — 1200—1600 Å), везикулы с эксцентрическим электронноплотным центром (EDCV — 1000—2000 Å), и гранулы нейросекреторного типа (PNV — 100—1900 Å) (рис. 1.) Морфология и состав популяции везикул были исследованы с использованием различных типов фиксаций [3], кроме широко применяемой нами двойной фиксации [6]. Гетерогенный состав популяции везикул был подтвержден также при изменении порядка фиксирующих растворов (осмий-глутаральдегид-осмий, при комплексной фиксации глутаровым альдегидом и осмием в соотношении 1 : 1), при использовании для фиксации солей тяжелых металлов ($K_2Cr_2O_7$) при разных pH, а также применяя различные методы окраски блоков (уранилацетат, фосфорновольфрамовая кислота). В то же время установлен факт, что в зависимости от применяемого метода фиксации изменяется морфология различных везикул, а также основательно изменяется матрикс различных везикул. Таким же образом было установлено, что в аксонах и нервных окончаниях пропорция пустых и гранулярных везикул зависит от применяемого метода фиксации (рис. 2.) Несмотря на полученные результаты с фиксацией $KMnO_4$, эта зависимость по сути дела аналогична результатам, полученным в автономной нервной системе позвоночных [1], у которых применяемая тройная фиксация (глутаровый альдегид-дихромат-осмий), позволила лучше сохранить все электронноплотные центры, так как фиксация просто осмием оказалась менее эффективной. Приведенные выше данные показали, что организация везикулярного матрикса, главным образом, зависит от применяемого фиксатора и от условий фиксации, и не зависит от МА содержимого везикул в момент фиксации.

Влияние фармакологических воздействий на ультраструктуру популяций нейронов

Влияние α -метил-норадреналина (α -m-NA)

Известно, что после фиксации $KMnO_4$ электронноплотный центр везикул представляет собой МА в момент фиксации [15]. Исходя из этого, последующие опыты были проведены на ганглиях беззубки: часть всех ганглиев помещалась в физиологический раствор для беззубки, тогда как вторая часть ганглиев погружалась в раствор, содержащий 10 или 100 мкг/мл α -m-NA (который, как известно, поглощается катехоламин содержащими структурами). Температура и состав инкубационных растворов каждый раз менялись (Таблица II). После инкубации ганглии фиксировали в 3%-ом растворе

ТАБЛИЦА II.

Влияние α -*m*-NA-ой инкубации на количество аксонов, содержащих пустые или гранулярные везикулы, и на количество пустых и гранулярных везикул в ганглиях

	физиол. раствор для беззубки 25 °С		физиол. раствор + EDTA, глюкоза, аскорбиновая кислота					
			25 °С			30 °С		
	кон-троль	100 мкг/мл α - <i>m</i> -NA	кон-троль	10 мкг/мл α - <i>m</i> -NA	100 мкг/мл α - <i>m</i> -NA	кон-троль	10 мкг/мл α - <i>m</i> -NA	100 мкг/мл α - <i>m</i> -NA
аксон в % пустые/гранулярные везикулы	65/35	68/32	66/34	71/29	62/38	61/39	80/20	57/43
везикулы в % пустые/гранулярные	81/19	88/12	91/9	90/10	86/14	90/10	89/11	86/14

KMnO_4 . В ганглиях, служащих контролем, электронномикроскопически можно было наблюдать два основных типа аксонов: аксоны, содержащие пустые везикулы с диаметром 1000 Å, и аксоны, содержащие выше указанные везикулы и гранулярные везикулы с диаметром 700—1400 Å. После преинкубации ганглиев с α -*m*-NA в ультраструктуре и составе популяции везикул существенных изменений не наблюдалось. На основании статистических данных, полученных при сопоставлении пропорции пустых и гранулярных везикул, находящихся в контроле и в преинкубированных ганглиях, а также при сопоставлении количества аксонов, содержащих только смешанные везикулы, полностью подтверждает предыдущее предположение (Таблица II). Видно, что количество аксонов, содержащих гранулярные везикулы, а также количество гранулярных везикул не возрастает значительно после обработки α -*m*-NA. Таким образом, полученные нами данные указывают на то, что в нейрониле ганглиев максимум 35—40% аксонов можно считать катехоламинергическими. После глутаральдегидной-осмиевой или тройной фиксации [3], а также после осмиевой фиксации [24] наблюдаемое большое число гранулярных везикул не является исключительно содержащим катехоламины.

Влияние резерпина

На 24-ый день после инкубации с резерпином наблюдалось 50%-ое, а на 20-ый день приблизительно 90%-ое уменьшение содержания МА в ганглиях [11]. Характерное действие резерпина на содержание МА было доказано с помощью флуоресцентногистохимического метода [23]. Исследования ганглиев в двух случаях после двойной фиксации показали, что в ультраструктуре популяции везикул изменений не наблюдалось, как это предполагалось на основании полученных предварительно биохимических измерений. Везикулы с электронноплотным центром (DCV) наблюдались главным образом в аксонах (рис. 3). Это подтверждается при сопоставлении количества пустых и гранулярных везикул в ганглиях, служащих контролем, и после инкубации

ТАБЛИЦА III.

Количественные соотношения пустых и гранулярных везикул аксонов через различные интервалы времени после обработки резерпином

	контроль	резерпин/24 ч	резерпин/20 дней
гранулярные/пустые везикулы в %	70/30	75/25	77/23

(Таблица III). В связи с этим установлено, что существование МА содержащих везикул не коррелирует строго с появлением электронноплотного центра везикул после двойной фиксации.

В то же время, если сравнить гистограммы частотного распределения диаметров электронноплотных центров в везикулах SDCV, LDCV и EDCV, играющих существенную роль в содержании МА, то несмотря на отсутствие явных изменений в ультраструктуре, влияние резерпина хорошо выявляется (рис. 4). Значительные изменения величины диаметров электронноплотных центров, которые можно разделить на две группы, наблюдались на 20-ый день после инкубации. Уменьшение количества везикул с электронноплотным центром больших размеров (1350—1700 Å) и увеличение количества везикул с электронноплотным центром средних размеров (1050—1200 Å) можно отнести за счёт изменения везикул типа LDCV и EDCV. В то же время вместо популяции везикул с диаметром (700—850 Å) появляются везикулы размером 350—500 Å и предполагается, что эти изменения связаны с изменением в группе SDCV. Это двухфазное изменение дает возможность предположить, что морфологически различные везикулы и гранулы играют различную роль в сохранении МА в центральной нервной системе беззубки.

Влияние 6-гидроксидопамина (6-OHDA)

Химическая симпатэктомия после обработки 6-OHDA вызывает характерную дегенерацию в ультраструктуре аксонов, составляющих нейропил ганглиев [8]. Наиболее характерные формы дегенерации следующие: 1. терминальная дегенерация (рис. 5), и 2. претерминальная с расширением аксонов, что в то же время является косвенным доказательством терминальной дегенерации. Дегенеративное явление сопровождается интенсивным фагоцитированием глии. Таким образом, наши наблюдения показали практически сходные реакции примитивной нервной системы беззубки на применение 6-OHDA с реакциями высших позвоночных животных [1, 19]. Необходимо отметить, что в соме нейронов, входящих в состав коры ганглиев, не обнаружено никаких изменений на электронномикроскопическом уровне и на уровне светового микроскопа. Это значит, что нейроны беззубки имеют различную чувствительность к 6-OHDA.

Обработка 6-OHDA дала возможность получить данные о роли DCV в хранении МА. Дегенерирующие аксоны также содержат интактные DCV, что указывает на их роль в хранении катехоламинов, с другой стороны доказывает внутриганглионарную аккумуляцию 6-OHDA. Гистограммы частотного распределения, составленные на основании измерения диаметров сердцевин в гранулярных везикулах, также указывают на непосредственную связь между

эффектом действия 6-ОНДА и DCV (рис. 6). После 4 часов обработки с 6-ОНДА наблюдается уменьшение количества электронноплотных центров размером 700 Å, что может быть связано с внутригранулярной аккумуляцией 6-ОНДА. В то же время, значительное уменьшение концентрации катехоламинов наблюдается только через 48 часов после обработки, и это хорошо согласуется с однофазным возрастанием количества плотных сердцевин в результате интенсивной аккумуляции 6-ОНДА.

Авторадиографическое исследование аккумуляции меченого 5НТ в ганглиях беззубки

Наши исследования были основаны на хорошо известном принципе [16, 17], по которому различные нейроны имеют различные специфические механизмы аккумуляции с высоким сродством к тому медиатору, который синтезируется в них. Локализация и распределение гранул серебра в ганглиях анализировались с помощью светового и электронного микроскопов после инкубации в растворе, содержащем меченый по тритию 5НТ (^3H —5НТ) [4].

Авторадиографические исследования с помощью светового микроскопа установили, что аккумуляция меченого по тритию 5НТ происходит в аксонах, проходящих в нейропиле и между перикарионами нейронов (рис. 7). Это хорошо согласуется с результатами, полученными с помощью центрифугирования в градиенте плотности [12], и подтверждает наличие 5НТ-содержащих аксонов в центральной нервной системе беззубки. Сопоставление ультраструктуры ганглиев, обработанных ^3H —5НТ и фиксированных глутаровым альдегидом или параформальдегидом, позволило установить макромолекулярное связывание 5НТ [18].

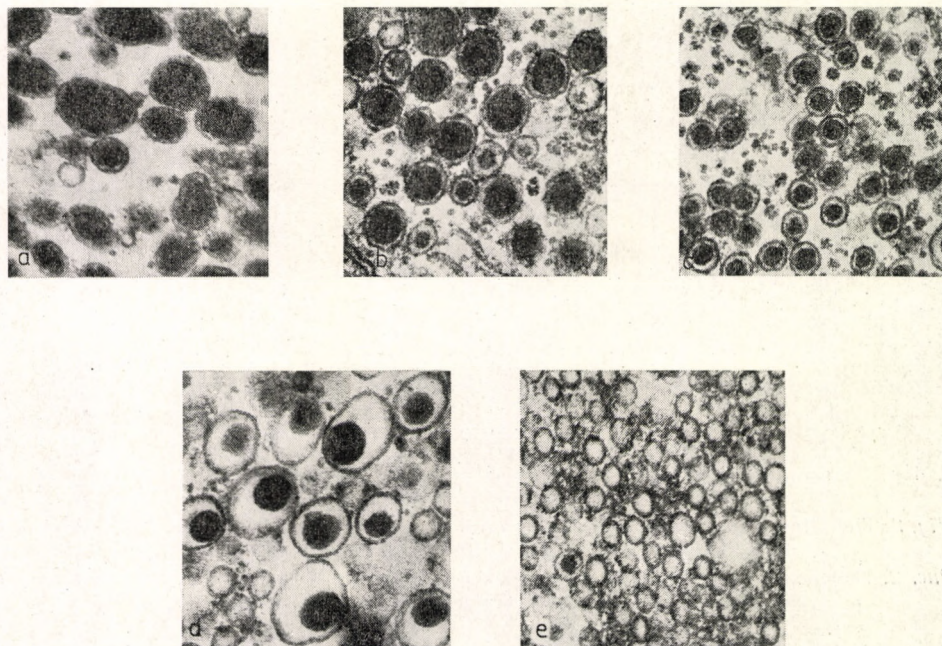
В соответствии с данными, полученными с помощью электронномикроскопической авторадиографии, меченый по тритию 5НТ локализуется непосредственно над EDCV или над аксонами, содержащими везикулы типа DCV [5] (рис. 8). Таким образом, на основании выявления EDCV открывается возможность для ультраструктурной идентификации 5НТ-содержащих аксонов в центральной нервной системе беззубки.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. BLOOM, F. E. (1970): The fine structural localization of biogenic monoamines in nervous tissue. — *Int. Rev. Neurobiology* (Eds: C. C. PFEIFFER and J. R. SMYTHIES) **13**, 27—66.
2. BLOOM, F. E. (1971): Fine structural changes in rat brain after intracisternal injection of 6-hydroxydopamine. — In: *6-hydroxydopamine and catecholamine neurons* (Eds: T. MALMFORS and H. THOENEN), North-Holland, Amsterdam, pp. 135—150.
3. ELEKES, K. (1974): The effect of different fixation procedures on the ultrastructure of the ganglia of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.) with particular reference to the composition and morphology of the vesicle population. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 3—24.
4. ELEKES, K. (1975a): The light microscope autoradiography of the ^3H -5НТ uptake of the ganglia of fresh-water mussel. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **26**, 225—228.
5. ELEKES, K. (1975b): Electron microscopic autoradiography of serotonin uptake in the ganglia of fresh-water mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **27**, (in press)

6. ELEKES, K., I. ZS.-NAGY (1973): Electron microscopic investigations of the vesicle population in the central nervous system of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 3–25.
7. ELEKES, K., L. HIRIPI, K. S.-RÓZSA, J. NEMCSÓK (1976a): Subcellular localization of biogenic monoamines in the central nervous system and heart of the snail, *Helix pomatia*, as revealed by density gradient centrifugation. — In: *Symposium on Gastropoda Brain* (Ed.: J. SALÁNKI), Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 207–217.
8. ELEKES, K., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1976b): Ultrastructural effects of 6-hydroxydopamine on the central nervous system of fresh-water mussel, *Anodonta cygnea* L. (in preparation)
9. HIRIPI, L. (1968): Paper chromatographic and fluorimetric examination of the serotonin content in the nervous system and other tissues of fresh-water molluscs. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 3–11.
10. HIRIPI, L. (1972): Catecholamines in the different tissues of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.) analyzed by thin-layer chromatographic and fluorimetric methods. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 13–20.
11. HIRIPI, L. (1973): Pharmacological investigations on the regulation mechanisms of the periodic activity of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 27–53.
12. HIRIPI, L., J. SALÁNKI, I. ZS.-NAGY, I. MUSKÓ (1973): Subcellular distribution of biogenic monoamines in the central nervous system of *Anodonta cygnea* L. as revealed by density gradient centrifugation. — *J. Neurochem.* **21**, 791–797.
13. HIRIPI, L. K. ELEKES, K. S.-RÓZSA (1975): Intracellular distribution of serotonin in the central nervous system and in the heart of *Helix pomatia*. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 3–20.
14. HIRIPI, L., J. NEMCSÓK, K. ELEKES, J. SALÁNKI (1976): Monoamine level and periodic activity in 6OHDA treated mussel (*Anodonta cygnea* L.). — (in preparation)
15. HÖKFELT, T. (1971): Ultrastructural localization of intraneuronal monoamines. Some aspects of methodology. — *Progr. Brain Res.* **34**, 213–222.
16. IVERSEN, L. L. (1971): Role of transmitter uptake mechanisms in synaptic transmission. — *Brit. J. Pharmacol.* **41**, 571–591.
17. KU HAR, M. J. (1973): Neurotransmitter uptake: a tool in identifying neurotransmitter specific pathways. — *Life Sci.* **13**, 1623–1634.
18. PETERS, T., C. ASHLEY (1967): An artefact in radioautography due to binding of free amino acids to tissues by fixatives. — *J. Cell Biol.* **33**, 53–60.
19. RICHARDS, J. G. (1971): Ultrastructural effects of 6-hydroxydopamine on catecholamine containing neurons in the rat brain. — In: *6-hydroxydopamine and catecholamine neurons* (Eds: T. MALMFORS and H. THOENEN), North-Holland, Amsterdam, pp. 151–161.
20. SALÁNKI, J. (1972): Serotonin in the neural regulation of the bivalve mollusc *Anodonta cygnea* L. — *Recent Dev. Neurobiol. Hung.* **3**, 67–89.
21. SALÁNKI, J., E. LÁBOS (1969): On the role of cholinergic, adrenergic and tryptaminergic mechanisms in the regulation of a “catch” muscle (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 77–93.
22. SWEENEY, D. (1963): Dopamine: its occurrence in molluscan ganglia. — *Science* **139**, 1051.
23. ZS.-NAGY, I. (1967): Histochemical demonstration of biogenic monoamines in the central nervous system of the lamellibranch mollusc *Anodonta cygnea* L. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **18**, 1–8.
24. ZS.-NAGY, I. (1968): Histochemical and electron microscopic studies on the relation between dopamine and dense-core vesicles in the neurons of *Anodonta cygnea* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates* (Ed.: J. SALÁNKI), Akadémiai Kiadó, Budapest and Plenum Press, New York, pp. 69–84.
25. ZS.-NAGY, I., GY. DEÁK (1974): Characteristic of catecholamine fluorophores in the ganglia of the bivalve *Anodonta cygnea* L., as revealed by a simple method of microspectrofluorimetry. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **24**, 191–200.

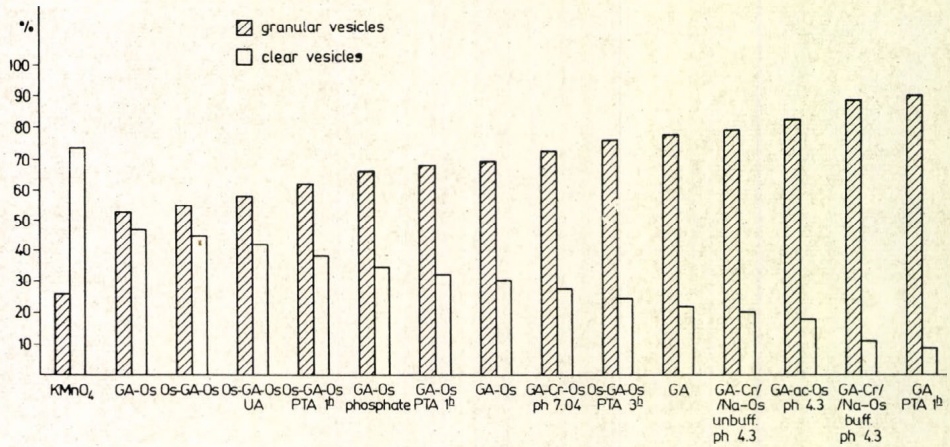
ELEKES KÁROLY
H-8237 Tihany,
Biológia, Hungary



1. ábra. A tavikagyló központi idegrendszerében glutaraldehid-osmium kettős fixálás után megfigyelhető vezikula- illetve granulum típusok. *a* – neuroszekretoros típusú granulum (PNV = 1000–1900 Å); *b* – nagy dense-core vezikula (LDCV = 1200–1600 Å); *c* – kis dense-core vezikula (SDCV = 700–1200 Å); *d* – excentrikus dense-core vezikula (EDCV = 1000–2000 Å); *e* – üres vezikula (CV = 500–700 Å). × 45 500

Fig. 1. The vesicle and granule types observed in the central nervous system of the freshwater mussel after glutaraldehyde-osmium tetroxide double fixation. *a* – granules of neurosecretory character (PNV = 1000–1900 Å); *b* – large dense-core vesicles (LDCV = 1200–1600 Å); *c* – small dense-core vesicles (SDCV = 700–1200 Å); *d* – excentric dense-core vesicles (EDCV = 1000–2000 Å); *e* – clear vesicles (CV = 500–700 Å). × 45 500

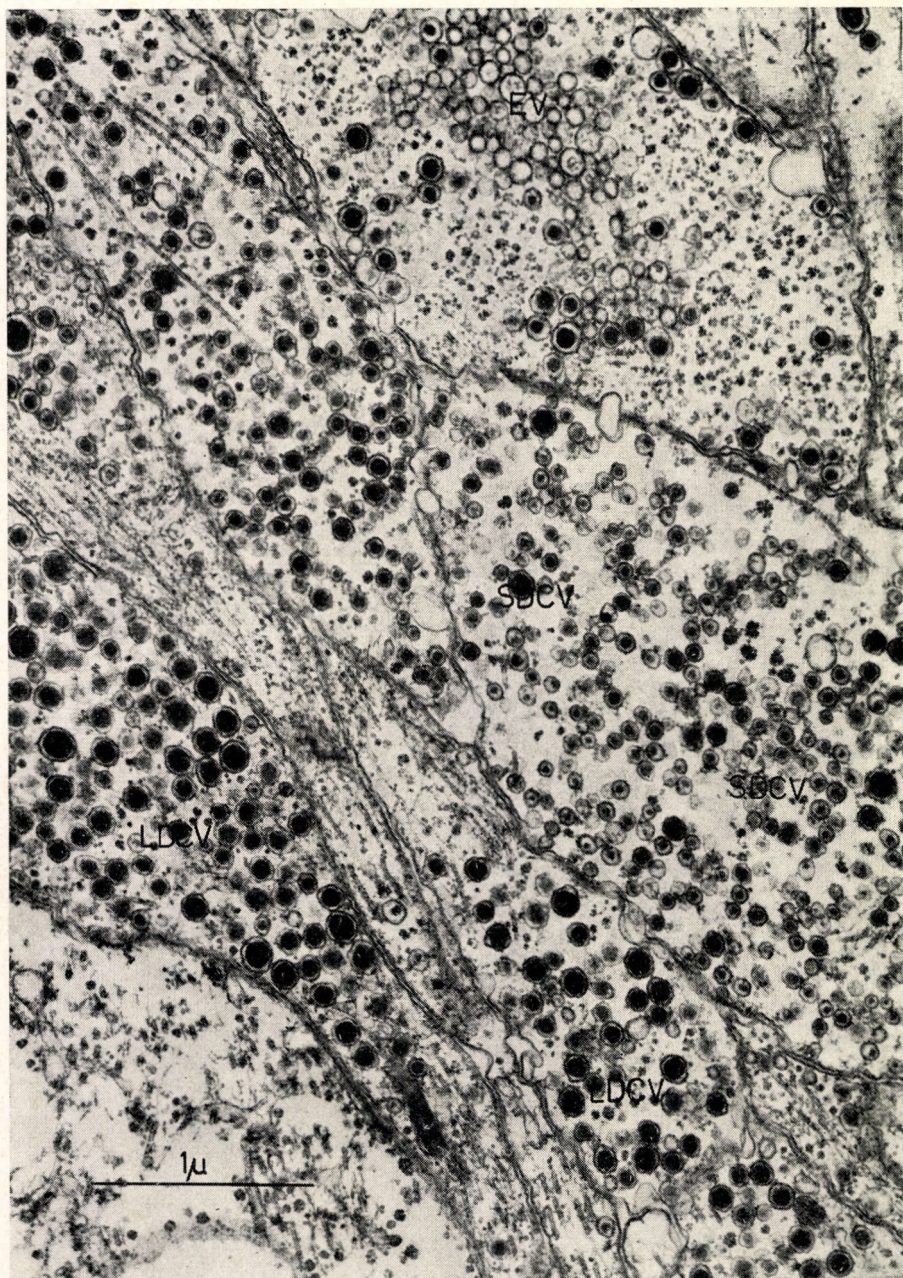
Рис. 1. Различные типы везикул в центральной нервной системе беззубки, наблюдаемые после двойной (глутаровый альдегид-осмий) фиксации. *a* – гранулы нейросекреторного типа (PNV – 1000–1900 Å); *b* – большая везикула с электронноплотным центром (LDCV – 1200–1600 Å); *c* – маленькая везикула с электронноплотным центром (SDCV – 700–1200 Å); *d* – эксцентрическая везикула с электронноплотным центром (EDCV – 1000–2000 Å); *e* – пустые везикулы (CV – 500–700 Å). Увеличение × 45 500



2. ábra. A granuláris és üres vezikulák arányának változása az idegvégződéseken és axonprofilokban különböző fixálási eljárások során

Fig. 2. The alteration of the rate of the granular and clear vesicles in the nerve terminals and axon profiles after different fixation procedures

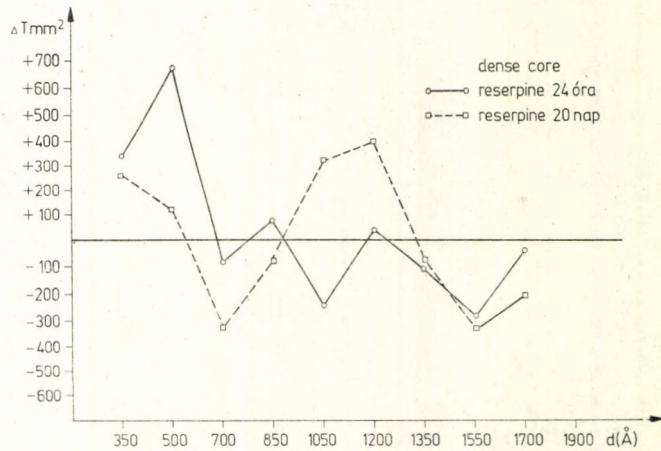
Рис. 2. Изменение количества гранулярных и пустых везикул в результате применения различных методов фиксации



3. ábra. Részlet a pedális ganglion neuropiljéből 20 nappal reserpin kezelést követően. Az axonprofilok elsősorban nagyszámú dense-core vezikulát tartalmaznak, CV — üres vezikula; SDCV — kis dense-core vezikula; LDCV — nagy dense-core vezikula. $\times 30\ 000$

Fig. 3. Detail from the neuropile of the pedal ganglion 20 days after reserpine treatment. The axon profiles contain primarily a great number of dense-core vesicles. CV — clear vesicles; SDCV — small dense-core vesicles; LDCV — large dense-core vesicles. $\times 30\ 000$

Рис. 3. Фрагмент нейропиля на 20-ый день после обработки ганглия резерпином. Аксоны, содержащие везикулы с электронноплотным центром, CV — пустые везикулы; SDCV — маленькие везикулы с электронноплотным центром; LDCV — большие везикулы с электронноплотным центром. $\times 30\ 000$



4. ábra. A dense közepek átmérőinek alapján felvett gyakoriságeloszlási hisztogramok változásai a kontrollhoz képest, különböző idejű reserpin kezeléseket követően
 Fig. 4. The alteration of the frequency distribution histograms of the diameters of the dense-cores following the reserpine administrations of various lengths compared to the control

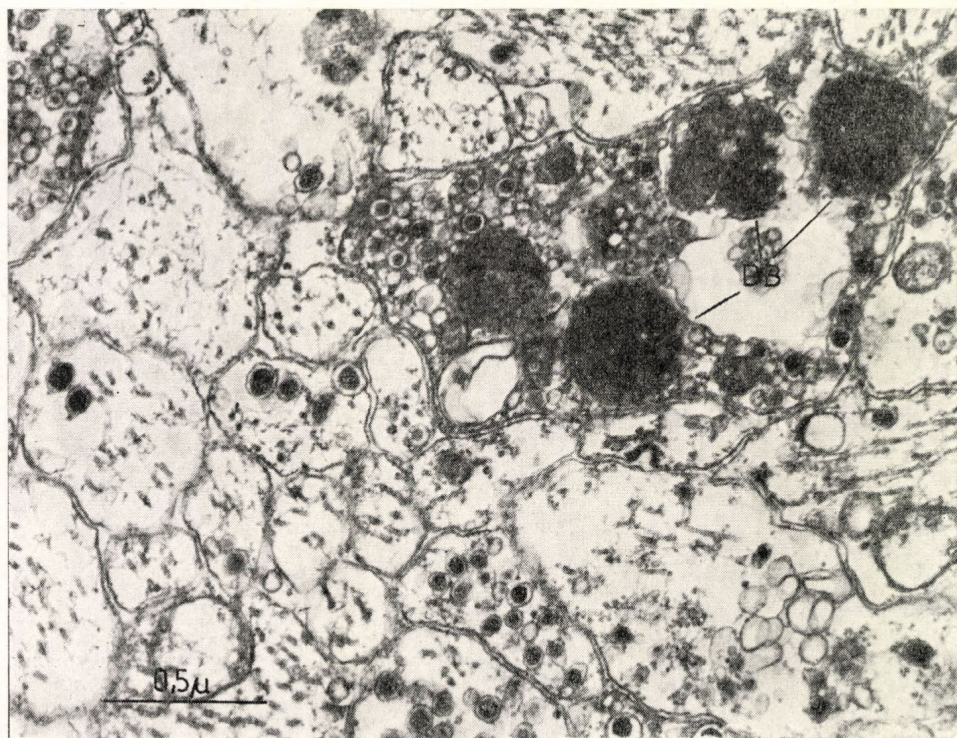
Рис. 4. Изменения в гистограммах частоты распределения диаметров электронноплотных центров после инкубации с резерпином

5. ábra. a — Degenerálódo axonterminális a pedális ganglion neuropiljében 2 nappal 25 mg/kg 6-hidroxidopamin injekciója után. DB — dense body $\times 32\ 000$; b — Degenerálódo axonprofil képe 5 nappal a 6-hidroxidopamin kezelést követően. G — glianyúlvány $\times 45\ 500$

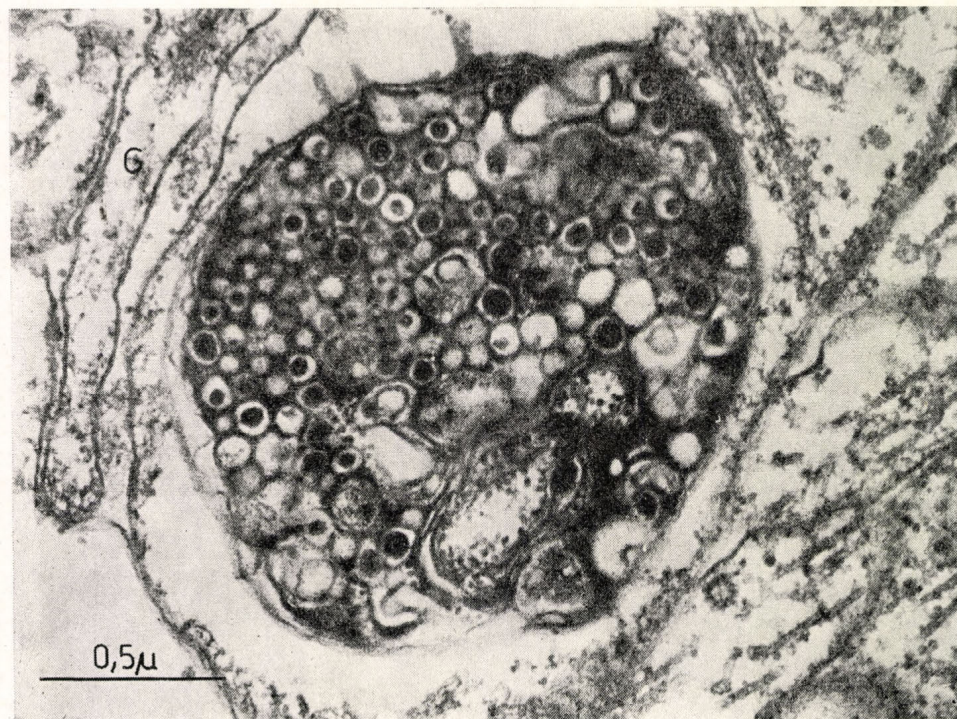
Fig. 5. a — Degenerating axon terminal in the neuropile of the pedal ganglion 2 days after injection of 25 mg/kg 6 OHDA. DB — dense body. $\times 32\ 000$; b — Picture of a degenerated axon profile 5 days after 6 OHDA treatment. G — glial process. $\times 45\ 500$

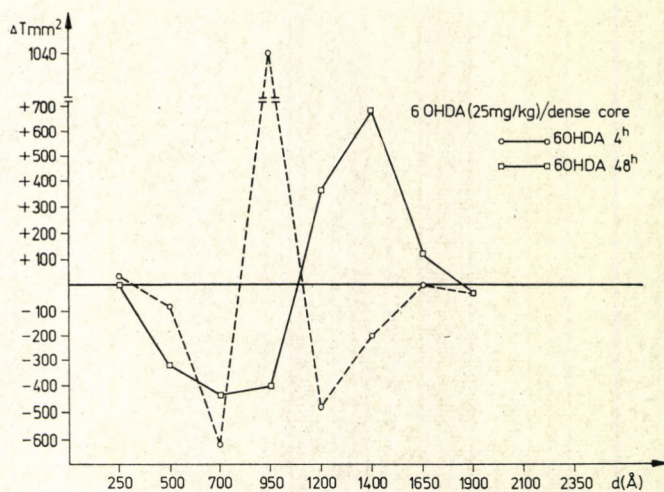
Рис. 5. a — Дегенерирующая терминаль-аксона на второй день после инкубации с 25 мг/кг 6-гидроксидопамин. $\times 32\ 000$ DB — электронноплотное тело; b — Дегенерирующий аксон на пятый день после инкубации с 6-гидроксидопамином. G — отросток глии. $\times 45\ 500$

A



B

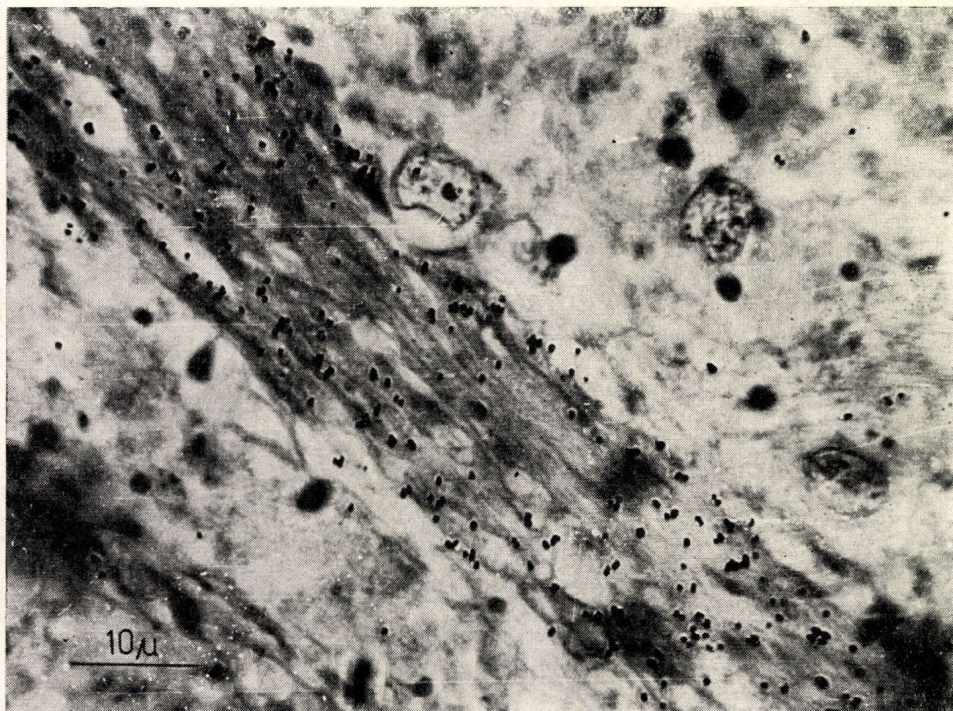




6. ábra. A dense közepek átmérőinek változása alapján felvett gyakoriságeloszlási hisztogramok alakulása a kontrollhoz képest, különböző idejű 6-hidroxidopamin kezeléseket követően

Fig. 6. The alteration of the frequency distribution histograms of the dense-cores following 6 OHDA treatment of various lengths compared to the control

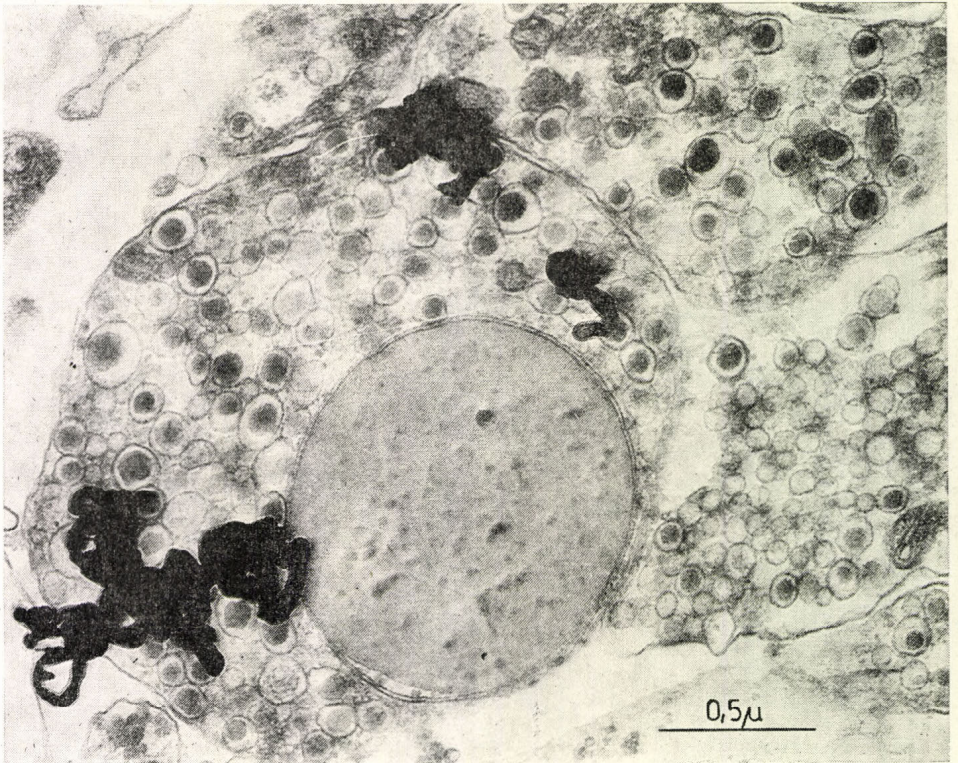
Рис. 6. Гистограммы частотного распределения измененных диаметров электронноплотных центров после инкубации с 6-гидроксидопамином по сравнению с контролем



7. ábra. ^3H -5HT inkubációt követő fénymikroszkópos felvétel a pedális ganglion neuropiljéből. Az ezüstszemcsék egy nagy axonköteg felett lokalizálódnak. $\times 2200$

Fig. 7. Light microscopic picture from neuropile of the pedal ganglion following an incubation with ^3H -5HT. The silver grains are localized over a large axon branch. $\times 2200$

Рис. 7. Ультраструктура нейропиля педального ганглия после инкубации с ^3H -5HT. Серебряные гранулы локализованы над аксонным пучком. $\times 2200$



8. ábra. Elektronmikroszkópos felvétel a pedális ganglion neuropiljéből ^3H -5HT inkubációt követően. Az ezüstszemcsék excentrikus dense-core vezikulákat tartalmazó axonprofil felett láthatók. $\times 42\ 000$

Fig. 8. Electron microscopic autoradiograph from the neuropile of the pedal ganglion following an incubation with ^3H -5HT. The silver grains are localized over an axon profile containing excentric dense-core vesicles. $\times 42\ 000$

Рис. 8. Электронномикроскопическая автордиография нейропиля педального ганглия после инкубации с ^3H -5HT. Серебряные гранулы располагаются над аксонами, содержащими везикулы с эксцентрически расположенным электроноплотным центром. $\times 42\ 000$

**A BIOGÉN MONOAMINOK SZEREPE A TAVIKAGYLÓ
(*ANODONTA CYGNEA* L.)
AKTIVITÁSÁNAK SZABÁLYOZÁSÁBAN**

HIRIPI LÁSZLÓ

A tavi kagyló aktivitására periodicitás jellemző. A periodicitás több órás aktív és nyugalmi szakaszok váltakozásaiból áll, és a záróizom eltérő működésében, valamint más funkciókban is megnyilvánul [12, 15]. A nyugalmi periódusra a záróizmok tartós tónusos kontrakciója, míg az aktív periódusra az izmok ernyedtt állapota és fázisos, gyors, ritmikus kontrakciók jellemzőek (1. ábra). A tavi kagyló aktív és nyugalmi periódusainak váltakozása a magasabbrendűek alvás-ébrenlét állapotának primitív analógiája. Az analógia abban is kifejezésre jut, hogy mind a kagyló periodikus aktivitásának, mind a magasabbrendűek alvás-ébrenlét szabályozásában a biogén monoaminok (MA), elsősorban a szerotonin (5HT), dopamin (DA) és a noradrenalin (NA) játszanak szerepet.

Anodonta cygnea idegrendszerében spektrofotofluorimetrikus módszerrel mérve a szerotonin, dopamin és noradrenalin koncentrációját, rendre 30–50 $\mu\text{g/g}$, 20–30 $\mu\text{g/g}$ és 1–2 $\mu\text{g/g}$ -nak találtuk [5, 8]. Perifériás szövetekben azonban — így a záróizomban is — csak szerotonint tudtunk azonosítani. Korábbi vizsgálatok szerint az 5HT jelentős szerepet játszik a molluska izmok, így a záróizom [13] és a láb-retraktor izom [20] relaxációjában. *Anodontán* az 5HT perifériás hatása abban nyilvánul meg, hogy tartós aktív periódust hoz létre, és az aktív periódus alatt nő a gyors ritmikus kontrakciók száma. Ezzel ellentétes hatást váltanak ki a katecholaminok, a DA és a NA. A vízbe adott DA és NA hatására jelentősen csökken az aktív periódusok időtartama és nő a nyugalmiaké [8, 16]. Vizsgálataink szerint a szerotonin koncentrációja magasabb az ernyedtt állapotú záróizomban, mint a tónusos kontrakció idején [17]. A cerebro-viscerális connectivum elektromos ingerlésével a záróizom relaxációja idézhető elő és ilyenkor is megnövekszik a záróizmok szerotoninkoncentrációja. Irodalmi adatok szerint az 5HT az izom relaxációját elsősorban a szabad intracelluláris Ca^{++} koncentrációjának szabályozásán keresztül hozza létre.

Vizsgálataink kimutatták, hogy monoamin szintézis csak az idegrendszerben folyik, a záróizomban nem [6], tehát a záróizom változó szerotonintartalma az idegrendszerből származik. A perifériás hatáson túl mind a szerotoninerg, mind a katecholaminerg rendszer a központi idegrendszer szintjén is részt vesz az aktivitás szabályozásában. Erre utal, hogy a szerotonin centrálisan is a záróizom relaxációját és az aktivitás fokozódását váltja ki [13]. Továbbá az

I. TÁBLÁZAT

A viscerális ganglionban mért 5HT és a cerebrális és viscerális ganglionokban mért DA és NA koncentráció az aktív és a nyugalmi periódus kezdetén (mean ± S. E.)

	az aktivitás	a nyugalom	P
	kezdetén		
	µg/g	µg/g	
5HT	31,000 ± 0,920	38,230 ± 3,400	P < 0,001
DA	25,400 ± 2,050	19,150 ± 2,170	P < 0,010
NA	0,896 ± 0,081	0,714 ± 0,047	P < 0,001

aktivitás eltérő fázisaiban a szerotonin és a catecholaminok koncentrációinak jelentős különbségét mutattuk ki a ganglionokban. A viscerális ganglionban mért szerotoninszint 22%-kal magasabb a nyugalmi periódus kezdetén, mint az aktív periódus kezdetén. Ezzel ellentétes fázisú a DA és a NA koncentrációjának változása a cerebrális és a viscerális ganglionban (*I. táblázat*) [18]. A szerotonin ill. a DA és a NA koncentrációjának különbsége a záróizomban és a ganglionokban az aktivitás eltérő fázisaiban, valamint ezen anyagok hatásai arra a következtetésre vezettek, hogy az aktív periódus alatt a szerotoninerg, míg a nyugalmi periódus alatt a catecholaminerg rendszer túlsúlya érvényesül [18].

A monoaminok szerepének további vizsgálata során tavi kagylón a monoamin szintézis, a tárolás, a lebontás befolyásolásával kíséreltünk meg további adatokat kapni az aktivitás szabályozására, figyelembevéve a monoamin metabolizmus ismert útját.

A pCPA és az α -MMT hatása

A szerotonin szintézisének gátlására paraklórfenilalanint (pCPA), míg a catecholaminok szintézisének gátlására α -metilmetatirozint (α -MMT) használtunk [8, 18]. Megállapítottuk, hogy a pCPA tartósan és igen jelentősen csökkenti a ganglionok 5HT tartalmát és az 5HT szint csökkenésével párhuzamosan csökken az állatok aktivitása is (*2. ábra*). Az aktivitás csökkenése arra vezethető vissza, hogy az idegrendszer az 5HT szintézis gátlása miatt az 5HT záróizom irányába történő transzportja jelentősen csökken.

α -MMT kezelést követően a DA és a NA szint csökkenése nem az aktivitás fokozódását, hanem a csökkenését okozta (*3. ábra*). Az α -MMT ezen hatása valószínűleg azzal magyarázható, hogy az α -MMT-ből képződő metaraminol noradrenalin szabadít fel és ez a nyugalmi periódus létrejöttét segíti elő.

Monoamino-oxidáz (MAO) gátlószerek hatása

In vitro vizsgálataink azt mutatták, hogy a kagyló központi idegrendszerének MAO aktivitása alacsony [7]. Öt különböző monoamino-oxidáz gátlószert — actomol, pargylin, nialamid, iproniazid, tranilcipromin — hatását vizs-

gálva a ganglionok szerotonin-, dopamin- és noradrenalin szintjére azt találtuk, hogy a vizsgált gátlószerek egyike sem okozott jelentős változást a ganglionok monoaminszintjében [9]. Az aktivitást azonban egyes gátlószerek jelentősen befolyásolták, csökkentették az aktív periódus átlaghosszát. Valószínűleg e gátlószerek aktivitás-befolyásoló hatásukat nem a központi idegrendszer, hanem perifériás szinten fejtik ki.

A visszaépülés szerepe a monoaminok inaktivációjában

Gerinceseken végzett vizsgálatok szerint a szinaptikusan felszabadult monoaminok reakkumulációja egy lehetséges módja a hatás eliminálásának. Az aminok reakkumulációjának mechanizmusát a tavikagyló pedális ganglionjain vizsgáltuk, mikoris mértük a radioaktív szerotonin, dopamin és noradrenalin felvételét a pedális ganglionba [10]. A vizsgálatok azt mutatták, hogy mindhárom monoamin reakkumulációjában egy nagy és egy alacsony affinitású rendszer vesz részt. Az akkumuláció aránya az amin koncentrációjának növelésével csökken és telítési görbével jellemezhető. A Lineweaver-Burk egyenes segítségével grafikusán meghatároztuk az affinitási koefficiensek (K_m) és a beépülés maximális sebességének (V_{max}) számértékét. E számértéket mindhárom aminra a II. táblázat mutatja.

II. TÁBLÁZAT

A ^{14}C -5HT, ^{14}C -DA és ^{14}C -NA akkumulációjának kinetikai paraméterei

amin	Nagy affinitású rendszer (uptake ₁)		Alacsony affinitású rendszer (uptake ₂)	
	K_{m1} (M)	V_{max1} (nmol/g/perc)	K_{m2} (M)	V_{max2} (nmol/g/perc)
5HT	$1,66 \times 10^{-6}$	0,66	$4,00 \times 10^{-5}$	4,74
DA	$2,50 \times 10^{-6}$	0,95	$3,33 \times 10^{-5}$	3,70
NA	$1,33 \times 10^{-6}$	0,55	$1,66 \times 10^{-5}$	3,33

A Michaelis-Menten egyenlet segítségével kiszámítottuk, hogy milyen mértékben járul hozzá a magas és az alacsony affinitású rendszer az aminok akkumulációjához. Mindhárom monoaminra azt találtuk, hogy alacsony koncentrációnál (10^{-6} M-ig) elsősorban a magas affinitású rendszer, míg magasabb koncentrációnál az alacsony affinitású rendszer működik közre az aminfelvételen.

6-hidroxidopamin (6-OHDA) és 5,6-dihidroxitriptamin (5,6-DHT) hatása

A gerinceseken végzett vizsgálatok igazolták, hogy a 6 OHDA a katecholaminerg, míg az 5,6- és 5,7-dihidroxitriptamin a szerotoninergerg neuronok szelektív degenerációját okozzák [1, 2, 3, 4, 11]. Tavi kagylón végzett vizsgálataink során a 6-OHDA-t lábizomba injektáltuk 25 mg/kg dózisban egyszeri adással, illetve háromszori injektálással 10–7,5–7,5 mg/kg dózisokban. A kezelés

jelentősen csökkentette a ganglion monoaminszintjét és befolyásolta az állatok aktivitását is. A 25 mg/kg dózisu 6-OHDA a NA szintet 30–40, a dopaminszintet 50–60%-kal csökkentette tartósan (4. ábra). A szerotoninszintben a 2. és 3. napon 20–25%-os csökkenés következett be, de a 4. napon már helyreállítódás volt észlelhető. Az aktivitásban bekövetkezett változás e szerotoninszint változással mutat korrelációt: a kezelés után tartós aktív periódus jelenik meg, melynek hossza (64,8 óra) az 5HT szint csökkenésének idejével egyezik meg.

Az 5,6-dihidroxitriptamint ugyancsak lábizomba injektáltuk 3×10 mg/kg dózisban kétnaponként. A dopamin és noradrenalin szintben szignifikáns változás nem következik be, és a szerotoninszint csökkenése sem nagyobb mint 30%, azonban e csökkenés tartós (5. ábra). A kezelés hatására az aktivitásban is jelentős változás mutatkozik. A kezelés kezdetén — 2–4 óra közötti időtartam alatt — nő a gyors ritmikus kontrakciók száma. Hosszú aktív periódus nem jön létre és a kezelés tartós hatása az aktív és a nyugalmi periódusok időtartamának jelentős mértékű csökkenésében nyilvánul meg.

Eredményeink azt mutatják, hogy az *Anodonta* periodikus aktivitásának szabályozása a monoaminerg rendszer részvételével történik. Az aktivitás fenntartásában a szerotoninerg rendszer játssza a fő szerepet. A katecholaminerg rendszer ezzel ellentétes hatást fejt ki, azonban szerepe a nyugalmi periódus fenntartásában jelenleg még nem határozható meg teljes egyértelműséggel. A két amincsoport dinamikus egymásrahatása is döntő lehet az aktivitás központi idegi szabályozási mechanizmusában.

ROLE OF MONOAMINES IN THE REGULATION OF THE ACTIVITY OF FRESH WATER MUSSEL (*ANODONTA CYGNEA* L.)

LÁSZLÓ HIRIPI

The activity of fresh water mussel is characterized by periodicity. This involves a regular alternation of active and rest phases lasting for several hours and is realized in different functioning of the adductor muscles and other organs [2, 15]. The rest period is characterized by a prolonged tonic contraction of the adductors, whereas during the active period the adductors are relaxed and perform fast, rhythmic contractions (*Fig. 1*). This periodicity of activity and rest of fresh water mussel corresponds to a primitive analogy of the sleep and wakefulness of vertebrate animals. The analogy is similar in that too, that both the periodic activity of mussel and the sleep and wakefulness of vertebrates is regulated by biogenic monoamines, mainly by serotonin (5HT), dopamine (DA) and noradrenaline (NA).

In the central nervous system of *Anodonta* the concentration of serotonin, dopamine and noradrenaline measured by spectrophotofluorimetric method was found 30–50 $\mu\text{g/g}$, 20–30 $\mu\text{g/g}$ and 1–2 $\mu\text{g/g}$, respectively [5, 8]. In peripheral tissues, for example in the adductor muscle, we could identify only serotonin. Earlier investigations show that serotonin has an important role in the relaxation of molluscan muscle like the adductor muscle of *Anodonta* [13] and the anterior byssus retractor muscle of *Mytilus* [20]. On *Anodonta* the peripheral effect of 5HT evokes a long-lasting active period with an increase of the

fast rhythmic contractions. Contrary to this catecholamines, dopamine and noradrenaline added into the water cause the shortening of the active periods and lengthening the rest one [8, 16]. In the adductor muscle, the serotonin concentration was found higher during the relaxation than during the tonic contraction [17]. The stimulation of cerebro-visceral connective causes the relaxation of the adductor muscle meanwhile the concentration of serotonin increases in the muscle. It is generally accepted that the contraction-relaxation cycle in the muscle is regulated by 5HT through changing the myoplasmic free Ca-ion concentration.

We have demonstrated, that 5HT is synthesized only in the nervous tissues and not in the muscle therefore 5HT necessary for the adductor muscle is delivered from CNS [6]. Besides the peripheral effect, the serotonergic and catecholaminergic system take place in the regulation of activity at the level of the central nervous system. It is suggested by the effect of serotonin at the central level too, by causing the relaxation of adductor muscle and increasing the activity [13]. The central regulation of activity by serotonergic and catecholaminergic system was also proposed by the differences of serotonin and catecholamine concentration measured in the opposite phase of activity. In the visceral ganglia the serotonin concentration was higher by 22 per cent at the beginning of the rest period than at the beginning of active period. The level of DA and NA showed an inverted change in the cerebral and visceral ganglia (*Table I*) [18].

TABLE I

5HT concentration measured in the visceral ganglia and the DA and NA concentration measured in the cerebral and visceral ganglia at the beginning of the active and rest periods (mean \pm S. E.)

	beginning of		P
	activity $\mu\text{g/g}$	rest $\mu\text{g/g}$	
5HT	31.00 ± 0.92	38.20 ± 3.4	$P < 0.001$
DA	25.40 ± 2.05	19.20 ± 2.1	$P < 0.01$
NA	0.89 ± 0.08	0.71 ± 0.05	$P < 0.001$

The differences in the concentration of 5HT, DA and NA measured in the adductor muscle and ganglia at the opposite phase of the activity, as well as the effect of these transmitters proposed the predominance of serotonergic system during the active periods and that of the catecholaminergic system during the rest periods [18].

To evaluate more clearly the role of monoamines in the regulation of activity we influenced the synthesis, storage and the break-down of monoamines at the different steps of monoamine metabolism.

Effect of pCPA and α -MMT

For the inhibition of 5HT synthesis parachlorophenylalanine (pCPA) and that of the catecholamine synthesis α -methylmetatyrosine (α -MMT) was used [8, 18]. We have demonstrated that pCPA caused a significant and long-

lasting decrease of 5HT level in the ganglia, while the activity of animal was simultaneously decreased (*Fig. 2*). The decrease of activity can be interpreted by the fact that the 5HT transport decreases markedly in the adductor muscle owing to the inhibited 5HT synthesis of the CNS.

After α -MMT treatment the decrease of DA and NA level did not cause the increase of the activity but caused its decrease (*Fig. 3*). This effect of α -MMT can be interpreted by the fact that metaraminol formed from α -MMT releases noradrenaline which evokes the appearance of rest period.

Effect of monoamine oxydase inhibitors

In vitro investigations show that in the central nervous tissues of mussel the activity of MAO is low [7]. In examining the effect five different monoamine oxydase inhibitors — actomol, pargyline, nialamide, iproniazid, tranylcypromine — on the ganglionic level of serotonin, dopamine and noradrenaline it was found that neither of the examined inhibitors caused significant changes in the monoamine level [9]. However, some of the inhibitors influenced the activity by markedly decreasing the duration of the active period. The effect of inhibitors on the activity produced probably not on the CNS level but on the peripheral level.

Role of the re-uptake mechanism in the inactivation of monoamine

In vertebrate animals it has been demonstrated that the re-accumulation of the synaptically released monoamines is a possible mechanism for the elimination of their effect. The mechanism of amine accumulation was investigated in the pedal ganglia of *Anodonta* by measuring the amount of radioactive serotonin, dopamine and noradrenaline accumulated in the pedal ganglia [10]. The results have shown that all monoamines are accumulated by a high and a low affinity transport system. The accumulation ratio of amines decreased with increasing amine concentration showing a saturation process. Using the Lineweaver-Burk plots we estimated graphically the values of affinity constants and maximum velocity. These values are shown in *Table II*.

The Michaelis-Menten equation was used to calculate the relative contribution of the low and high affinity system to the total accumulation of the amines at

TABLE II

Kinetic constant for the accumulation of ^{14}C -5HT, ^{14}C -DA and ^{14}C -NA

Amine	High affinity system (uptake ₁)		Low affinity system (uptake ₂)	
	K_{m1} (M)	V_{max1} (nmol/g/min)	K_{m2} (M)	V_{max2} (nmol/g/min)
5HT	1.66×10^{-6}	0.66	4.00×10^{-5}	4.74
DA	2.50×10^{-6}	0.95	3.33×10^{-5}	3.70
NA	1.33×10^{-6}	0.55	1.66×10^{-5}	3.33

a variety of amine concentrations. We found for all amines that at low concentrations (to 10^{-6} M) the high affinity system while at high concentrations the low affinity system contributes a greater proportion to the total amine accumulation.

Effect of 6-hydroxydopamine (6-OHDA) and 5,6-dihydroxytryptamine (5,6-DHT)

Experiments carried out in vertebrates have demonstrated that 6-hydroxydopamine and 5,6- or 5,7-dihydroxytryptamine cause the selective degeneration of catecholaminergic and serotonergic neurones, respectively [1, 2, 3, 4, 11]. In our experiments 6-OHDA was injected into the foot muscle of *Anodonta* using a 25 mg/kg single dose or 10—7.5—7.5 mg/kg dose of 6-OHDA repeatedly. The treatment significantly decreased the monoamine level of ganglia and markedly influenced the activity. The single 25 mg/kg dose of 6-OHDA decreased the NA and DA level by 30—40 per cent and 50—60 per cent, respectively. The effect is a long-lasting one (*Fig. 4*). A 20—25 per cent decrease of 5HT level was detected on the second and third days but it was restored on the 4th day. The changes of activity coincide with the decrease of the serotonin level. After the treatment a long-lasting active period appeared and its duration (64.8 hours) was the same as the period of the 5HT decrease.

The 5,6-dihydroxytryptamine was also injected into the foot muscle three times in a dose of 10 mg/kg at every second days. There were no significant changes in the level of dopamine and noradrenaline and the decrease of serotonin level was not higher than 30 per cent, though it was a long-lasting one (*Fig. 5*). The treatment caused a significant change in the activity. In the first 2—4 hours, after treatment, the number of fast rhythmic contractions was increased. A long-lasting active period was not evoked and the treatment markedly decreased the duration of both active and rest periods.

Our results suggest that the monoaminergic system functions as a regulatory system of the periodic activity of *Anodonta*. It is mainly the serotonergic system which is responsible for the maintenance of activity. The effect of catecholaminergic system is antagonistic, however, its role in the maintenance of rest period is not yet clear. Probably the dynamic effect of these two monoaminergic systems on one another is an important moment in the central regulation of activity.

РОЛЬ БИОГЕННЫХ МОНОАМИНОВ В РЕГУЛЯЦИИ АКТИВНОСТИ БЕЗЗУБКИ (*ANODONTA CYGNEA* L.)

ЛАСЛО ХИРИПИ

Активность беззубки характеризуется периодичностью. Периодичность состоит из чередования многочасовых периодов активности и периодов покоя, а также проявляется в различной деятельности запирающих мышц и в других функциях [12, 15]. Период покоя характеризуется длительным тоническим сокращением мышц, в то время как для активного периода характер-

ны расслабленное состояние мышц и быстрые, ритмические фазные их сокращения (рис. 1). Чередование активных периодов и периодов покоя у беззубки служит примитивным аналогом бодрствования и сна у высших животных. Аналогичность заключается в том, что в регуляции как периодической активности беззубки, так и в регуляции бодрствования и сна у высших животных большую роль играют биогенные моноамины серотонин (5HT), допамин (DA) и норадреналин (NA).

В нервной системе беззубки с помощью метода спектрофлуориметрии было установлено, что концентрация серотонина, допамина и норадреналина была 30—50 мкг/г, 20—30 мкг/г и 1—2 мкг/г соответственно [5, 8]. В то же время в периферических участках, а также и в запирающей мышце было доказано только наличие серотонина. Результаты, полученные ранее, подтвердили важную роль серотонина как в расслаблении мышц моллюсков, так и в запирающей [13] и в мышце, втягивающей ногу беззубки [20]. Периферическое действие 5HT у беззубок проявлялось в возникновении длительного активного периода, и в возрастании быстрых, ритмических сокращений во время этого периода. Противоположный эффект наблюдается при действии катехоламинов, DA и NA. В результате добавления DA и NA в воду в значительной мере уменьшается длительность активного периода и возрастает длительность периода покоя [8, 16]. Как было показано в наших исследованиях, концентрация серотонина в расслабленной мышце оказалась выше, чем во время тонического сокращения [17].

Электрическим раздражением церебро-висцерального коннектива можно вызывать расслабление запирающей мышцы. В результате этого можно наблюдать увеличение концентрации серотонина в запирающей мышце. Согласно литературным данным расслабляющее действие серотонина в мышцах происходит главным образом в результате регулирования концентрации несвязанного, внутриклеточного кальция.

Нашими исследованиями было установлено, что синтез серотонина идет только в нервной системе и не наблюдается в запирающей мышце [6], таким образом, изменчивость содержания серотонина приписывается нервной системе. Кроме периферических действий как серотонинергическая, так и катехоламинергическая системы участвуют в регуляции активности и на уровне центральной нервной системы. Это подтверждается тем, что серотонин центрально вызывает расслабление запирающей мышцы и повышение активности [13]. Далее, в различных фазах активности, существенные различия были установлены в концентрациях катехоламинов. В начале периода покоя уровень серотонина оказался на 22% выше, чем в начале активного периода в висцеральном ганглии. Противоположные изменения наблюдались в концентрациях DA и NA в церебральном и висцеральном ганглиях (Таблица 1) [18].

Разница между концентрациями 5HT, DA и NA в запирающей мышце и в ганглиях в разные фазы активности, а также эффекты действия этих веществ привели к выводу о том, что во время активного периода превалирует серотонинергическая, а во время периода покоя — катехоламинергическая система [18].

При подходе к изучению роли моноаминов, принимая во внимание известный путь метаболизма моноаминов, попытались получить дальнейшие данные о регуляции активности с изучением синтеза, хранения и распада моноаминов (рис. 2).

ТАБЛИЦА I.

Концентрация 5HT в висцеральном, и концентрация DA и NA в церебральном и висцеральном ганглиях в начале активного периода и периода покоя (среднее значение \pm среднее отклонение)

	в начале активного периода	в начале периода покоя	P
	мкг/г	мкг/г	
5HT	31,00 \pm 0,920	38,230 \pm 3,400	P<0,001
DA	25,400 \pm 2,050	19,150 \pm 2,170	P<0,010
NA	0,896 \pm 0,081	0,714 \pm 0,047	P<0,001

Влияние парахлорфенилаланина и α -метилметатирозина

Для блокирования синтеза 5HT и катехоламинов были использованы вещества парахлорфенилаланин (рСРА) и α -метилметатирозин (α -ММТ) [8, 18]. Было установлено, что рСРА длительно и в значительной мере уменьшает уровень содержания 5HT в ганглиях. Параллельно этому уменьшается и активность животных (рис. 3). Понижение активности животных связано в уменьшением транспорта в сторону запираемых мышц из-за блокирования синтеза 5HT в нервной системе.

После обработки с α -ММТ снижение уровня DA и NA не вызывает повышения активности, а наоборот уменьшает её (рис. 4). Предполагается, что действие α -ММТ можно объяснить тем, что метараминол, возникающий из α -ММТ, освобождает NA, что способствует возникновению периода покоя.

Действие веществ, тормозящих моноаминоксидазу (МАО)

В опытах *in vitro* было установлено, что активность МАО в центральной нервной системе беззубки невысокая [7]. Исследуя эффект действия пяти различных соединений, блокирующих МАО, — актомоль, паргилин, ниаламид, ипрониазид и трилципромин — на содержание 5HT, DA и NA в ганглиях, было установлено, что ни один из них не вызывает значительного изменения в уровне моноаминов и ганглиях [9]. Несмотря на это, активность была в значительной мере изменена под влиянием некоторых блокирующих веществ, так как уменьшили среднюю продолжительность активного периода. Предполагается, что тормозное действие выше перечисленных веществ развивается не на уровне центральной нервной системы, а на периферии.

Роль реаккумуляции в инактивации моноаминов

Согласно результатам исследований, полученным на позвоночных, было установлено, что реаккумуляция медиаторов из синаптической щели является одним из возможных способов в устранении эффекта. Механизм реаккумуляции аминов был исследован на pedalном ганглии беззубки с помощью

меченого серотонина, допамина и норадреналина [10]. Исследования доказали существование двух систем аккумуляции моноаминов: одна с низким средством, а вторая с высоким средством. Пропорция аккумуляции с возрастанием концентрации аминов в инкубационном растворе понижается и характеризуется кривой насыщения. В системе двойных обратных координат были определены графически константа средства (K_m) и максимальная скорость аккумуляции (V_m). Значения этих констант приведены в *Таблице II*.

ТАБЛИЦА II.

Кинетические параметры аккумуляции ^{14}C -5HT, ^{14}C -DA и ^{14}C -NA

амин	система с высоким средством (uptake ₁)		система с низким средством (uptake ₂)	
	K_{m1} (M)	V_{max1} нмоль/г/мин	K_{m2} (M)	V_{max2} нмоль/г/мин
5HT	$1,66 \times 10^{-6}$	0,66	$4,00 \times 10^{-5}$	4,74
DA	$2,50 \times 10^{-6}$	0,95	$3,33 \times 10^{-5}$	3,70
NA	$1,33 \times 10^{-6}$	0,55	$1,66 \times 10^{-5}$	3,33

С помощью уравнения Михаелиса—Ментена было подсчитано участие систем с низким и высоким средством в аккумуляции аминов. Было обнаружено, что в случае всех трех моноаминов, при низких концентрациях аккумуляция, главным образом, происходит за счёт системы с высоким средством, а при высоких концентрациях аккумуляция осуществляется за счёт системы с низким средством.

Влияние 6-гидроксидопамина (6-OHDA) и 5,6-дигидрокситриптамина (5,6-DHT)

Опыты, проведенные на позвоночных животных, подтвердили, что 6-OHDA вызывает селективную дегенерацию катехоламинергических, 5,6-DHT, и 5,7-DHT серотонинергических нейронов [1, 2, 3, 4, 11]. Во время опытов на беззубках 6-OHDA была введена в ногу в дозе 25 мг/кг при однократном введении, а при трехкратном введении в дозах 10—7,5—7,5 мг/кг. После введения веществ уровень моноаминов в ганглии, а также активность животных, в значительной мере уменьшились. В результате эффекта действия 6-OHDA уменьшался уровень NA на 30—40%, а уровень DA на 50—60% (рис. 5). Концентрация серотонина на 2-ой и на 3-ий день уменьшалась на 20—25%, но на 4-ий день уже наблюдалось восстановление исходного количества. Изменение в активности коррелирует с изменением концентрации серотонина: после обработки животного следует длительный активный период, время которого (64,8 часов) совпадает со временем уменьшения концентрации 5HT.

5,6-дигидрокситриптамин также был инъецирован в мышцу ноги в дозах 3×10 мг/кг через день. В концентрациях допамина и норадреналина достоверного изменения не наблюдалось. Понижение концентрации серото-

нина не превосходит 30%, но это понижение является устойчивым (рис. 5). В результате обработки в значительной мере изменяется и активность. В начале обработки — между 2 и 4 часами после обработки — число быстрых ритмических сокращений возрастает. Длительный активный период не возникает, и длительный эффект обработки проявляется в значительном понижении длительности активных периодов и покоя.

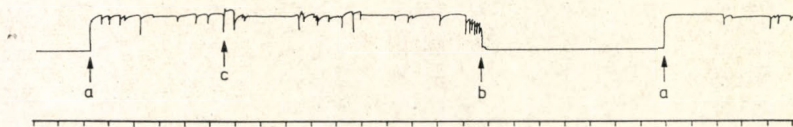
Участье моноаминергической системы в регуляция ритмической активности беззубки подтверждается нашими данными. В поддержании активности главную роль играет серотонинергическая система. Катехоламинергическая осуществляет противоположное этому действие, но её роль в поддержании периода покоя ещё полностью не установлена. Динамическая взаимосвязь между двумя аминными группами может быть также решающей в механизме регуляции активности центральной нервной системы.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. BAUMGARTEN, H. G., A. BJÖRKLUND, A. NOBIN, E. ROSENGREN, H. G. SCHLOSSBERGER (1975): Long-term effects on monoamine content and fluorescence morphology of central monoamine neurons. — *Acta physiol. scand., suppl.* **429**, 7—27.
2. BJÖRKLUND, A., A. S. HORN, H. G. BAUMGARTEN, A. NOBIN, H. G. SCHLOSSBERGER (1975): In vitro studies on monoamine uptake inhibition and uptake impairment. — *Acta physiol. scand., suppl.* **429**, 31—60.
3. BLOOM, F. E., S. ALGERI, A. GROPPET, A. REVUELTA, E. COSTA (1969): Lesions of central norepinephrine terminals with 6-OH-dopamine: Biochemistry and fine structure. — *Science* **166**, 1284—1296.
4. BREESE, G. R., T. D. TAYLOR (1970): Effect of 6-hydroxydopamine on brain norepinephrine and dopamine: Evidence for selective degeneration of catecholamine neurons. — *J. Pharmacol. exp. The.* **174**, 413—420.
5. HIRIPI, L. (1968): Paper chromatographic and fluorimetric examination of the serotonin content in the nervous system and other tissues of fresh-water molluscs. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 3—11.
6. HIRIPI, L., J. SALÁNKI (1969): 5HTP—DOPA decarboxylase in the nervous system and other tissues of *Anodonta cygnea* L. (Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 19—24.
7. HIRIPI, L., J. SALÁNKI (1971): The role of monoamino oxidase in the inactivation of serotonin in the nervous system and other tissues of *Anodonta cygnea* L. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 31—38.
8. HIRIPI, L. (1972): Catecholamines in the different tissues of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda) analysed by thin-layer chromatographic and fluorimetric methods. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 13—20.
9. HIRIPI, L., J. NEMCSÓK, J. SALÁNKI (1974): The effect of monoamine oxidase inhibitors on the ganglionic serotonin and catecholamine levels and on the activity in the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 25—33.
10. HIRIPI, L., Z. RAKONCZAY, J. NEMCSÓK (1975): The uptake kinetics of serotonin, dopamine and noradrenaline in the pedal ganglia of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 21—28.
11. HÖKFELT, T., U. UNGERSTEDT (1973): Specificity of 6-hydroxydopamine neurons: An electron and fluorescence microscopic study with special reference to intracerebral injection on the nigro-striatal dopamine system. — *Brain Res.* **60**, 269—297.
12. MORTON, B. (1969): Studies on the biology of *Dreissena polymorpha*. II. Correlations of the rhythms of adductor activity feeding, digestion and excretion. — *Proc. Malac. Soc. London* **38**, 401.
13. SALÁNKI, J. (1963): The effect of serotonin and catecholamines on the nervous control of periodic activity in fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Comp. Biochem. Physiol.* **8**, 163—171.

14. SALÁNKI, J., L. BALLA (1964): Ink-level equipment for continuous recording of activity in mussels. — *Annal. Biol. Tihany* **31**, 117–121.
15. SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS (1967): Filtration and O₂ consumption related to the periodic activity of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 85–98.
16. SALÁNKI, J., E. LÁBOS (1969): On the role of cholinergic, adrenergic and tryptaminergic mechanism in the regulation of a “catch” muscle (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 77–93.
17. SALÁNKI, J., L. HIRIPI (1970): Increase of serotonin in the adductors of *Anodonta cygnea* L. (Pelecypoda) relaxed by nerve stimulation and in relation to the periodic activity. — *Comp. Biochem. Physiol.* **32**, 629–636.
18. SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1974): Regulation of periodicity by monoamines in the mussel *Anodonta cygnea* L. — *J. interdiscipl. Cycle Res.* **5**, 277–285.
19. VÉRÓ, M., J. SALÁNKI (1969): Inductive attenuator for continuous registration of rhythmic and periodic activity of mussels in their natural environment. — *Med. and Biol. Engng.* **7**, 235–237.
20. TWAROG, B. M. (1966): Catch and the mechanism of action of 5-hydroxytryptamine on Molluscan muscle: a speculation. — *Life Sci.* **5**, 1201–1213.

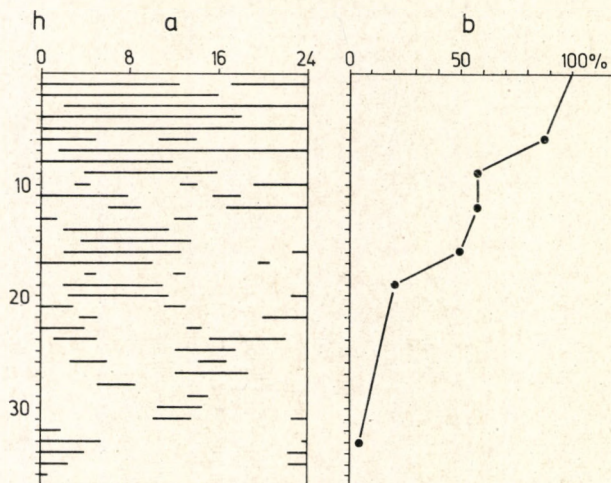
HIRIPI LÁSZLÓ
H-8237 Tihany
Biológia, Hungary



1. ábra. A tavikagyló aktográfál (14) vagy mozgásindikátorral (19) regisztrált aktivitása. a — az aktív periódus kezdete; \overline{ab} — az aktív periódus; b — nyugalmi periódus kezdete; \overline{ba} — nyugalmi periódus; c — fázisos, gyors kontrakció; időskála: óra

Fig. 1. The activity of fresh-water mussel registered with actograph (14) or a special movement indicator (19). a — beginning of activity; \overline{ab} — active period; b — beginning of rest; \overline{ba} — rest period; c — phasic, fast contraction; time scale: hours

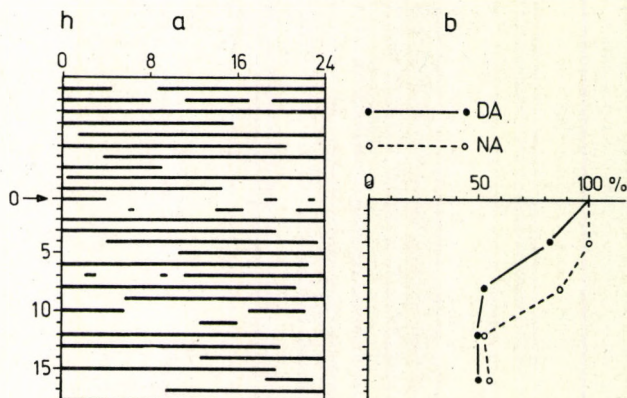
Рис. 1. Активность беззубки, зарегистрированная с помощью актографа (14) или индикатора движения (19): a — начало активного периода; \overline{ab} — период активности; b — начало периода покоя; \overline{ba} — период покоя; c — быстрое фазное сокращение; калибровка времени: 1 час



2. ábra. Az aktivitás és a szerotoninszint változása pCPA kezelés után. a — az aktivitás változása. A folyamatos vonal az aktív periódus időtartamát jelöli. A vízszintes tengelyen az órák, a függőleges tengelyen a napok számát tüntettük fel; b — A szerotoninszint változása a pCPA kezelés után. A vízszintes tengelyen az 5HT szint csökkenését a kontroll %-ában, a függőleges tengelyen a napok számát tüntettük fel

Fig. 2. Change of activity and 5HT level after pCPA treatment. a — Change of activity. The continuous line represents the active period. On the abscissa number of hours, on the ordinate number of days are indicated; b — Change of 5HT level after pCPA treatment. On the abscissa the decrease of 5HT level in percent of control, on the ordinate number of days are indicated

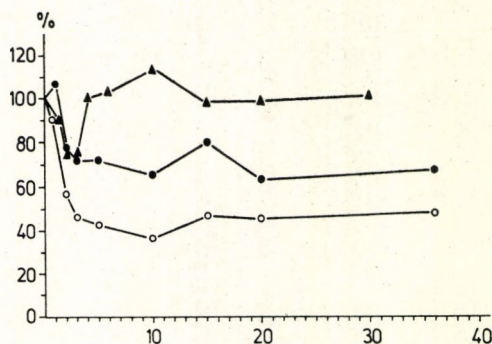
Рис. 2. Изменения активности и уровня моноаминов после обработки ганглия с pCPA. a — Изменение активности. Непрерывная линия представляет собой длительность активного периода. По горизонтали — время в часах, по вертикали — количество дней; b — Изменение уровня 5HT после обработки. По оси абсцисс представлено уменьшение уровня 5HT в процентах, по оси ординат — количество дней



3. ábra. Az α -MMT hatása az aktivitásra és a MA szintre. *a* — Az aktivitás változása α -MMT kezelés után. A folyamatos vonal az aktív periódus időtartamát jelöli. A vízszintes tengelyen az órák, a függőleges tengelyen a napok számát tüntettük fel. 0 → : a kezelés időpontja; *b* — A dopamin- (DA) és noradrenalin- (NA) szint változása kezelés után. A vízszintes tengelyen a DA és NA szint csökkenése a kontroll %-ában, a függőleges tengelyen a napok száma van feltüntetve

Fig. 3. Effect of α -MMT on the activity and on the MA level. *a* — Change of the activity after α -MMT treatment. The continuous line represents the active period. On the abscissa number of hours, on the ordinate number of days are indicated. 0 → : time of treatment; *b* — Change of dopamine (DA) and noradrenaline (NA) level after the treatment. On the abscissa the decrease of DA and NA in percent of control, on the ordinate number of days are indicated

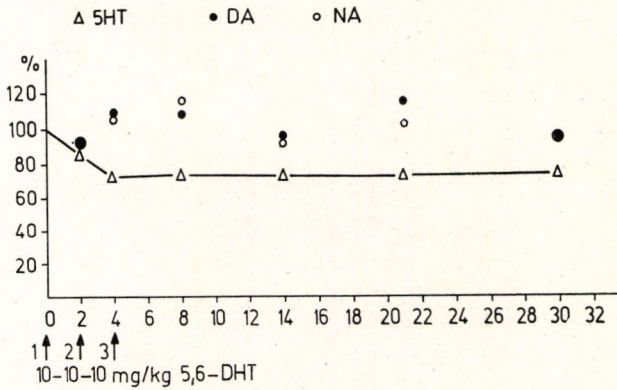
Рис. 3. Влияние α -MMT на активность и на уровень моноаминов. *a* — Изменение активности после обработки с α -MMT. Непрерывная линия представляет собой длительность активного периода. По оси абсцисс представлены часы, по оси ординат количество дней. 0 → : момент обработки; *b* — Изменение уровня допamina (DA) и норадреналина (NA) в результате обработки. По горизонтали представлено в процентах уменьшение уровня DA и NA, по вертикали количество дней



4. ábra. 25 mg/kg 6-hidroxi-dopamin hatása a monoaminszintre. A függőleges tengelyen a monoaminszintet a kontroll %-ában, a vízszintes tengelyen a napok számát tüntettük fel. ▲ — ▲ — ▲ szerotonin; ○ — ○ — ○ dopamin; ● — ● — ● noradrenalin

Fig. 4. Effect of 25 mg/kg 6-hydroxydopamine on the monoamine level. On the ordinate the level of monoamine in percent of control, on the abscissa number of days are indicated. ▲ — ▲ — ▲ serotonin; ○ — ○ — ○ dopamine; ● — ● — ● noradrenaline

Рис. 4. Изменение уровня моноаминов после инъекции 25 мг/кг 6-гидроксидопamina. По оси ординат — количество различных моноаминов в процентах, по оси абсцисс — количество дней. ▲ — ▲ — ▲ серотонин; ○ — ○ — ○ допамин; ● — ● — ● норадреналин



5. ábra. 3×10 mg/kg 5,6-dihidroxitriptamin hatása a monoaminszintre. A függőleges tengelyen a monoaminszintet a kontroll %-ában, a vízszintes tengelyen a napok számát tüntettük fel

Fig. 5. Effect of 3×10 mg/kg 5,6-dihydroxytryptamine on monoamine level. On the ordinate the level of monoamine in percent of control, on the abscissa number of days are indicated

Рис. 5. Влияние 3×10 мг/кг 5,6-дигидроxitриптамина на уровень моноаминов. Обозначения см. на рис. 4

INGERLÉKENY SEJTMEMBRÁNOK FUNKCIONÁLIS HETEROGENITÁSA

KISS TIBOR és SALÁNKI JÁNOS

A modern elektrofiziológiai módszerek, így az intracelluláris elvezetés, -ingerlés, -anyagbevétel és festés, továbbá a voltage-clamp technika alkalmazása lehetővé tették az ingerlékeny membránok különböző paramétereinek pontosabb meghatározását. Az elektrofiziológiai paraméterek ismerete alapján nem meglepő az a megállapítás, hogy az ingerlékeny membránok mind a potenciálképzés, mind a kémiai érzékenység szempontjából heterogén struktúrának tekinthetők, még abban az esetben is, ha ez a heterogenitás morfológiai módszerekkel nem mutatható ki. A sejtmembránok ezen heterogenitása képezi az alapját a sejtek plaszticitásának és differenciált működésének. A különböző bioaktív anyagok hatására szelektíven változik a membránok permeabilitása egy vagy több ionnal szemben s ez az ingerületkeltés, felvétel, továbbítás és analízis alapját képezi.

Intézetünkben több mint egy évtizede folyik az ingerlékeny membránok kutatása. A vizsgálatok a gastropodák (*Helix*, *Lymnaea*) óriás idegsejtjein kívül rovar és csiga szívizomsejtek membránjára is kiterjedtek. E vizsgálatok célja a potenciál generálás alapjának, a ritmus képzés mechanizmusának és különböző transzmitter anyagok hatásmódjának a tisztázása, vagyis az ingerlékeny struktúrában lezajló elemi jelenségek megismerése volt.

Az idegsejtek aktivitási mintázata

A mikroelektrofiziológiai mérőmódszerek korszerű alkalmazása neuronok esetében megkövetelte, hogy a méréseket identifikált sejteken végezzük. *Helix pomatia* és *Lymnaea stagnalis* központi idegrendszeréről egyaránt készítettünk sejttérképet a neuronok lokalizációja, valamint kémiai és elektrofiziológiai tulajdonságaik alapján (1. ábra).

A Gastropodák idegsejtjei képesek spontán akciós potenciál képzésére. Az aktivitási mintázat alapján SALÁNKI és KISS [17] a *Lymnaea* identifikált neuronjait

- a. hallgatag neuronokra
- b. szinaptikus bemenet nélküli pacemaker neuronra
- c. szinaptikus bemenettel rendelkező pacemaker neuronra
- d. szinaptikusan vezérelt neuronokra osztotta fel.

A *Lymnaea stagnalis* ganglionjában identifikált aktív neuronokat az interspike-intervallum alapján Kiss [6] monomodális, bimodális és multimodális csoportokba sorolta.

Az interspike-intervallum hisztogramok alapján az feltételezhető, hogy a monomodális eloszlású ritmus egy, míg a másik két típusú a neuron két vagy több helyén generálódik. A ritmusgenerálás szempontjából különösen a bimodális pacemaker aktivitással rendelkező sejtek érdekesek. Ezekben különböző mechanizmusok felelősek a spike és a burst képzésért, bár a spike keletkezési helye mindig az axondomb. Figyelembe kell venni azonban, hogy e kategóriák a sejt meghatározott feltételek melletti funkcionális állapotát jellemzik és nem valamely neuron vagy neuronok állandó tulajdonságaiként érvényesek [22].

A membrán nyugalmi potenciálja (MP)

Csiga idegsejt

Lymnaea stagnalis központi idegrendszerében az identifikált neuronok MP-ja -30 és -70 mV között volt, a legtöbb sejtben azonban -40 mV körüli értéket mértünk [17]. A *Helix* bimodális pacemaker RPa1 neuronjának nyugalmi membrán potenciál értéke átlagban -55 ± 5 mV-nak adódott [18]. Szerzők feltételezték, hogy egyes esetekben az elektrogén-Na pumpának jelentős szerepe van az MP kialakításában. Más esetekben az alacsony MP értékeket, különösen a *Lymnaea* esetében, feltehetően a membrán magas nyugalmi Na permeabilitása eredményezi.

Csiga szívizomsejt

Normál ionösszetételű fiziológias oldatban az éticsiga szívizomsejtjeinek nyugalmi potenciálja átlagban $50,6 \pm 3,4$ mV. A nyugalmi potenciál főleg K-ion függő, 4 mM $[K]_0$ alatt azonban a membrán potenciál és a $[K]_0$ közötti összefüggés nem lineáris. Na-mentes oldatban a sejtmembrán mintegy 20%-kal hiperpolarizálódott, ami azt jelenti, hogy a membrán nyugalomban is jelentős mértékben permeabilis a Na-ionra [10].

Rovar szívizomsejt

Ismert, hogy számos rovarfaj szívizomsejtjében a Na-hiánya nem okoz változást sem a nyugalmi, sem az akciós potenciál képzésében [1, 14, 15]. Az Orthoptera és Mantodea szívizomsejtjeit vizsgálva is bebizonyosodott ugyan, hogy a nyugalmi potenciál K-ion függő, a mért alacsony értékek (-20 és -40 mV között) azonban azt sugallják, hogy annak fenntartásában más ionok is részt vesznek [28].

Az akciós potenciál (AP) képzés ionmechanizmusa

Csiga központi idegrendszer

Az ingerületkeletkezés ionmechanizmusát illetően ellentmondásos adatok találhatóak az irodalomban nemcsak különböző Gastropoda fajokra, de ugyanazon faj esetén is [3, 13, 23]. Számosan közöltek olyan adatokat, miszerint

bizonyos óriás neuronok megtarthatják aktivitásukat Na-mentes közegben is. KISS és SALÁNKI [7] azt találták, hogy a *Lymnaea* identifikált neuronjainak aktivitása Na-mentes közegben rendszerint gyorsan megszűnt, de voltak esetek, amikor az aktivitás ilyen közegben sem károsodott 10–20 percig. Ugyanakkor több esetben a Ca-mentes oldatokban is megszűnt a spontán akciós potenciál generálás. Az adatok alapján három csoportba soroltuk az identifikált neuronokat:

- a. Na-függő, TTX érzékeny
- b. kevésbé Na-függő, TTX érzéketlen
- c. Na-hiányban az áramhordozó szerepét a Ca-ionok veszik át.

A voltage-clamp módszerrel végzett kísérletek is bebizonyították, hogy a kezdeti bemenő áram rendszerint Na-függő, némely esetben azonban a külső Na-ion koncentráció megváltoztatása a bemenő áramot nem befolyásolta [13]. Ez is arra utal, hogy a Ca-ionok lehetséges részvétele befelé irányuló áram létrehozásában nem hagyható figyelmen kívül. Az RPal neuronon voltage clamp-kísérletek alapján megállapítást nyert, hogy a Na-mentes oldatban az AP képzés gátlódott, a Ca-mentes oldatban pedig a túllövés szűnt meg. A TTX csak igen magas koncentrációban gátolta az aktivitást. Na és Ca ionmentes oldatban bemenő áram nem volt. Az eredmények szerint a Ca-hiányban minden esetben eltűnt az AP-ok overshoot-ja, ugyanakkor a Ca nem helyettesítette a Na-ot, sőt Na-hiányban a Ca-ionok töltéshordozó szerepe sem érvényesült. Ebből az következik, hogy a Ca-ion egyidejűleg lehet töltéshordozó és a lassú csatornák vezetőképességének szabályozója is [21].

Csiga szívmemsejt

Mind a Na-mentes, mind a Ca-mentes oldatokban a spontán AP képzés gátlódott, ugyancsak gátolta a spontán aktivitást a TTX, ouabain és Mn-ion is. Az eredmények alapján feltételezhető, hogy az AP képzés biionos, tehát a befelé irányuló áram kialakításában mind a két ion részt vesz. Abban az esetben, ha megnöveltük a $[Ca]_0$ -ot, nőtt a felszálló szár sebessége és az akciós potenciál amplitúdója is. A $[Na]_0$ növelésekor ilyen effektust nem figyeltünk meg [10]. Hasonló jelenség figyelhető meg a RPal neuronon is, ahol a $[Ca]_0$ növelésére nőtt a befelé irányuló áram nagysága [21].

Rovar szívmemsejt

Rovar szívmemsejten Na- és Ca-mentes oldat egyaránt felfüggeszti a spontán potenciálképzést, továbbá TTX és a Mn-ionok is gátolták az AP képzést [26]. Az eredmények alapján arra lehet következtetni, hogy az AP felszálló szakaszában a Na-ionok vesznek részt, ezt gátolta a TTX, míg a második szakaszban mind a Na, mind a Ca-ionok részt vesznek. Ezt csak a Mn-ionok gátolták, ami a Ca-ionok kitüntetett szerepére utal ebben a fázisban.

Az ingerlékeny membránok kémiai érzékenységének heterogenitása

Az acetilkolin (ACh) iontoforetikusan vagy a perfúziós oldatba adva kétféle választ eredményezhet, amelyet TAUC és GERSCHENFELD [31] D- illetve H-típusú válaszoknak nevezett el. A *Lymnaea* központi idegrendszerében is

elkülöníthető ez a két csoport [4]. Ezenkívül volt néhány sejt, amely az ACh-ra adott válasz alapján egy harmadik kategóriába sorolható. E sejtekre jellemző, hogy többségük szinaptikusan vezérelt sejt. Vizsgálva az E_{ACh} potenciál és a nyugalmi potenciál viszonyát a három csoportban [5], kitűnt, hogy a D-típusú sejtek membrán potenciálja magasabb, a H-típusú sejtek membrán potenciálja alacsonyabb, mint az E_{ACh} , a harmadik csoportban pedig az E_{ACh} és a nyugalmi potenciál között szignifikáns eltérést nem találtunk. Mesterséges de- illetve hiperpolarizációval a harmadik csoportba tartozó sejtek D- illetve H-típusúvá alakíthatók át (2. ábra). E jelenség funkcionális szerepe jelentős lehet, mivel a neuronok többsége nem kategorizálható a D vagy a H csoportba, továbbá a nyugalmi potenciálok kisméretű megváltozása az ACh-ra adott választ is megváltoztatja. Feltehetően e sejtek komplex aktivitással rendelkező, szinaptikusan vezérelt sejtek. A depolarizáló válasz Na-függő, a hiperpolarizáló válasz főként Cl-ion függő.

Rovar (*Locusta migratoria migratorioides* R. F.) és a csiga (*Helix pomatia* L.) szíven az ACh-nak kettős hatása van. Rovar szíven nagy koncentráció serkent, míg az alacsony koncentráció gátol. Csiga szíven ennek az ellenkezője figyelhető meg: nagy koncentrációban (10^{-4} M) az ACh mindig gátolta a spon-tán aktív szívet. A Na- illetve Ca-ion megvonásakor az ACh nem fejtette ki jellegzetes hatását. Ennek alapján feltételezhető, hogy az ACh molekulák, kapcsolatba lépve a receptorral, a membrán nátrium és kalcium permeabilitását változtatják meg [27].

A szerotonin (5HT), ami a puhatestűek idegrendszerében és a periférián is kimutatható, mint transzmitter játszik szerepet. A *Lymnaea* neuronokban különbözőképpen hatott a szerotonin, serkentő, gátló és variábilis hatásokat egyaránt megfigyelhattunk. Kimutattuk, hogy a serkentő hatás a membrán megnövekedett Na permeabilitásának az eredménye. A gátló és a variábilis effektusok feltehetően a membrán Cl-permeabilitásán túlmenően a K-permeabilitás függvényei is [8].

A szerotonin a csiga szívében [11] és a *Locusta* szívizomrostjainak membránján serkentést és gátlást is okozhat [25]. Az éticsiga szívében alacsony koncentrációkban depolarizál, míg nagy koncentrációkban hiperpolarizálja a membránt. Hasonlóan az előbbihez, kettősen befolyásolja a membrán vezetőképességét is [11]. Különböző ionok szerepét vizsgálva megállapítottuk, hogy a depolarizáló hatás alapja a membrán Na vezetőképességének a változása, míg a 5HT hiperpolarizáló hatásáért a Cl vezetőképesség változása a felelős. Ennek alapján legalább kétféle 5HT receptor jelenlétét tételezzük fel a csiga és a rovar szíven, amelyek a GERSCHENFELD [2] által tipizált A illetve C receptorokkal mutatnak hasonlóságot. A kétféle receptor jelenlétét erősítik meg az antagonistákkal végzett kísérletek.

Az ismert aminosavak közül az irodalmi adatok a glutamát esetleges transzmitter szerepét támasztják alá. *Helix* neuronokon azt találtuk, hogy csak azok a sejtek válaszolnak az iontoforetikusan adott glutamát-ra, amelyeket az ACh depolarizál, tehát D-típusú sejteket [16].

A dopamin kevesebb számú neuronon hat mint az 5HT, azonban az 5HT-hoz hasonlóan lehet stimuláló, gátló és variábilis. A legtöbb neuronon a dopamin receptor Cl-függőnek bizonyult, vagy hasonlóan az 5HT-hatáshoz két vagy több ion függő [8].

A Br-típusú aktivitás sajátosságai

A puhatestűek központi idegrendszerében található idegsejtek között sajátos aktivitási típust képviselnek a bimodális pacemaker neuronok. Az aktivitási mintázat két komponensből áll: egy lassú membrán oszcillációból és az akciós potenciál sorból. Az akciós potenciálok a lassú oszcilláció depolarizációs fázisában jelennek meg. A *Helix* ganglionban található ilyen típusú RPa1 neuron 12–30 °C között mutatja jellegzetes aktivitási mintázatát, míg ezeken a hőmérséklethatárokon kívül az aktivitás folyamatossá válik, illetve a sejt-működés leáll [20, 32] (3. és 4. ábrák). A burst generálás alapját képező lassú oszcilláció a membrán intracelluláris anyagcserétől függő permeabilitás változásával lehet kapcsolatos [32]. Vizsgálva az RPa1 neuron kémiai érzékenységet megállapítható volt, hogy az acetilkolinra adott válasz alapján a D-típusú sejtek közé sorolható. A noradrenalin és a dopamin viszont hiperpolarizálta a szómát. Az 5HT nem hat a szómamembránra, de szinaptikusan befolyásolta az aktivitást. A dopamin szintén képes szinaptikusan hatni a Br-sejtre [19].

Ciklikus nukleotidok szerepe membránfolyamatok szabályozásában

A ciklikus nukleotidok membránhatását vizsgáltuk csiga [12] valamint rovar szívben is [29]. A cAMP, DBcAMP, theophylline és az imidazol kezdetben növelték a spontán AP-k diasztolés depolarizációját, a plató fázishosszát valamint a frekvenciát, később az akciós potenciálok amplitúdóját csökkentették, esetleg felfüggesztették a potenciál képzést. Hatásuk 10–15 perc múlva jelentkezett, amiből intracelluláris támadáspontra következtethetünk. A cAMP, DBcAMP, imidazol és a theophylline a csiga szívmembránsejteket néhány millivolttal hiperpolarizálták, esetenként azonban depolarizáció is megfigyelhető volt. A cAMP, DBcAMP és a theophylline a membrán vezetőképességét megnövelték. A spontán akciós potenciálok komponenseinek valamint a nyugalmi membrán potenciálnak a változása a K-permeabilitás csökkenésére és a Ca-permeabilitás növekedésére vezethető vissza. A ciklikus nukleotidok hatására bekövetkező permeabilitás változások a membrán komponensek foszforilálásának eredményeként lépnek fel [30].

A ciklikus nukleotidokkal és theophyllinnel való inkubálás után az 5HT serkentő, valamint az ACh (5. ábra) gátló hatása *Helix* szívmembránsejteken elmaradt. A ciklikus nukleotidok valamint az 5HT együttes adása után csökkent, míg theophyllinnel adva nőtt a membrán ellenállása a kontrollhoz képest [12]. Figyelemreméltó, hogy S.-RÓZSA és PÉCSI [24] már korábban közölték, hogy a nukleotidok közül az UDP és CDP kivédik az 5HT serkentő hatását, a GTP, UTP és a CTP viszont gátlóvá alakítják át.

A dopamin hatását csiga szívmembránra a nukleotidok valamint a theophylline potenciozták, miközben a membrán ellenállását csökkentették [30].

Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a ciklikus nukleotidoknak a transzmitterhatás késői fázisában és a membránpermeabilitás szabályozásában szerepet kell tulajdonítani.

FUNCTIONAL HETEROGENEITY OF THE EXCITABLE MEMBRANES

TIBOR KISS and JÁNOS SALÁNKI

The modern electrophysiological methods: intracellular recording and stimulation, the injection of substances and dyes, moreover the use of voltage-clamp technique permitted a more exact determination of the different parameters of the excitable membranes. Knowing the electrophysiological parameters it is not surprising to say that the excitable membranes can be regarded as heterogenic structures concerning both potential generation and chemical sensitivity even in the cases when this heterogeneity is morphologically not demonstrable. This heterogeneity of the cell membranes forms the basis of plasticity and differentiated functioning of the cells. Under the influence of different bioactive substances permeability shows a selective change towards one or more ions, and this forms the basis of generation, reception, transmission and analysis of the excitation.

In our Institute the investigations of excitable membranes have been in progress over more than the past ten years. Besides on the giant neurones of the Gastropoda (*Helix*, *Lymnaea*), studies were extended over the membrane of muscle cells, of insect and snail hearts, too. The aim of our studies is to clarify the basis of the potential and rhythm generation and the way of influence of different transmitters, i.e. the explanation of elementary events taking place in the excitable structures.

The activity pattern of neurones

The up-to-date use of microelectrophysiological methods in the case of neurones required the making of studies on identified neurones. Cell maps were constructed on the basis of the localization, chemical and electrophysiological properties of the neurones in the central nervous system both of *Helix pomatia* and *Lymnaea stagnalis* (Fig. 1). The neurones of Gastropoda are capable to generate action potentials (AP) spontaneously. On the basis of the activity patterns the identified neurones of *Lymnaea* were divided into the following categories [17]:

- A) silent neurones,
- B) pacemaker neurones with no synaptic input,
- C) pacemaker neurones under synaptic influence,
- D) neurones under synaptic control.

The spontaneously active neurones from the *Lymnaea stagnalis* ganglia were categorized [6] into monomodal, bimodal and multimodal types on the basis of interspike-intervals.

Concerning the interspike-interval histograms it is suggested that in the case of the monomodal type there is only one, while in the other two cases there are two or more sites of the origin of rhythmical discharges. From the point of view of rhythm generation the bimodal pacemaker cells are especially interesting. In these cells different mechanisms are responsible for the spike and burst generation, nevertheless, the site of the spike origin is always the

axon hillock. However, we must take into consideration that these categories reflect the functional conditions of the cell at the given circumstances only, and they are not valid for the steady properties of some neurones [22].

Resting membrane potential (MP)

Snail neurone

The MP of identified neurones in the central nervous system of *Lymnaea* ranged between -30 and -70 mV, but most of them showed about -40 mV [17]. The mean value of the MP of the *Helix* bimodal pacemaker neurone RPal proved to be -55 ± 5 (mV) [18]. The meaningful role of the electrogenic Na-pump in the establishment of the MP was assumed in other cases, especially in the case of *Lymnaea*, it is proposed that the low MPs are generated as a result of a high resting sodium permeability of the membrane.

Snail heart muscle

In physiological solution the mean value of the MP of the snail heart muscle was 50.6 ± 3.4 mV. The membrane potential is mainly potassium dependent, however, the relationship between membrane potential and K^+ was non-linear below 4 mM extracellular potassium concentration. In the Na-free solution the membrane potential was hyperpolarized by 20 per cent showing that the membrane is highly permeable to the Na-ions in the steady state, too [10].

Insect heart muscle

It is well known, that in the heart muscle cells of many insects the lack of sodium did not change either resting or action potential generation [1, 14, 15]. Studies on the heart muscle cells of Orthoptera and Mantodea proved the K-ion dependence of the resting potential, however, the obtained low values (between -20 and -40 mV) suggested the participation of other ions in the determination of the resting potential [28].

Ionic mechanism of action potential generation

Snail central nervous system

Concerning the ionic mechanism of potential generation some contradictory data have been reported in the literature, not only on the different species of Gastropoda, but also in the case of the same species [3, 13, 23]. It has been described by a number of authors that the activity of giant neurones is maintained in Na-free solution. KISS and SALÁNKI [7] found, that the activity of most neurones usually ceased in Na-free solution within a short period of time. However, there were neurones whose activity was not injured under identical conditions for 10–20 minutes. At the same time, in many instances the spontaneous potential generation was abolished in Ca-free solution. On the basis of data obtained the identified neurones were classified as follows:

- a) Na-dependent, TTX sensitive;
- b) partly Na-dependent, TTX insensitive;
- c) in Na-free solution Ca-ion is current-carrier.

Experiments carried out by the voltage-clamp technique confirmed that the initial inward current is usually Na-dependent, however, sometimes the changes in the extracellular Na-concentration have no influence on the fast inward current [13]. This suggested the possible participation of Ca-ions in the formation of the inward current which should not be left out of consideration. On the basis of the voltage clamp experiments on RPal neurone, the blockade of the spike generation in Na-free solution and diminution in Ca-free solution were established. TTX could block the activity only in very high concentrations. The inward current was not observable in the solution containing neither Na- nor Ca-ions. In accordance with the results obtained in Ca-free solution the overshoot diminished in all the cases, Na-ions could not be substituted by Ca-ions nor could the charge carrier role of the Ca-ion be realized. Corresponding with this the Ca-ion can be considered as a charge carrier and the conductivity regulator of the slow channels at the same time [21].

Snail heart muscle cells

Both Na-free and Ca-free solutions blocked the generation of the spontaneous APs, similarly the TTX, ouabaine and Mn ions also prevented spontaneous activity. In accordance with the results it was suggested that the AP generation is biionic, i.e. both ions participate in the inward current. Increasing the $[Ca]_0$ increased the rate of rise and the amplitude of the action potential. When increasing the $[Na]_0$ such an effect was not observed [10]. On the RPal neurone an increase of the inward current could be observed similarly after enrichment of bathing solution with Ca-ions [21].

Insect heart muscle

Both Na- and Ca-free solutions stopped the generation of spontaneous potentials in insect heart. TTX and Mn-ions also blocked the potential generation [26]. On the basis of the results obtained it seems to be reasonable to suggest, that the Na-ion contributes to the rising phase of AP, this was blocked by TTX, while in the second phase both Na- and Ca-ions would participate. This latter was blocked only by the Mn-ions, which supported the rewarded role of the Ca-ions in this phase.

Heterogenic chemical sensitivity of the excitable membranes

The application of ACh by perfusion or by iontophoretic microinjection resulted in two types of response which were described by TAUC and GERSCHENFELD [31] as H- or D-type of response. Similarly in the central nervous system of *Lymnaea* two types of receptors could be differentiated [4]. However, there were some neurones classified in a third group on the basis of the ACh-response. The synaptic influence was characteristic in these cells. Examining the relationship between the E_{ACh} potential and the resting potential it was found that the cells with D-type of response had a higher, H-cells had a lower

membrane potential as compared to the E_{ACh} . In the third group of neurones no significant difference was found between E_{ACh} and membrane potentials. Neurones in this group could be transformed into D- or H-type by artificial polarization (Fig. 2). The functional role of this phenomenon could be significant, because most of the neurones cannot be classified into the D- or H-groups. Furthermore, the little changes in the resting potential would change the ACh-response. It is proved that these cells are synaptically influenced with complex activity. The depolarizing effect was Na-dependent while the hyperpolarizing one was mainly Cl-dependent. On the locust (*Locusta migratoria migratorioides* R. F.) and snail (*Helix pomatia* L.) hearts ACh had a biphasic effect. High concentration excites while low concentration inhibits the insect heart. An opposite effect is observed on the snail heart: in high concentrations (10^{-4} M) ACh always inhibits the spontaneously active hearts. In Na- or Ca-free solutions the characteristic ACh-effect was not observed. Accordingly it may be supposed that the ACh molecules associated with the receptors cause a change in the sodium and calcium permeability of the membrane [27].

Existence of serotonin (5HT) is demonstrable in the nervous system and on the periphery of molluscs. The 5HT has different effects on the *Lymnaea* neurones, excitatory and variable alike. It was showed that the excitatory effect is a result of increased Na-permeability. Presumably the inhibitory and variable effects besides the changes in Cl-permeability are related to K-permeability [8].

The inhibitory effects of serotonin could be observed on the snail [11] and locust heart membrane [25]. On the snail heart the serotonin at low concentrations depolarized while at high concentrations hyperpolarized the membrane. Similarly the 5HT effects are connected with the increase or decrease in the conductivity of the membrane [11]. Investigating the role of different ions in the 5HT effect it was established that the depolarizing effect is related to the changes of the Na-permeability of the membrane, while the hyperpolarizing effect of 5HT is connected to changes in Cl-permeability. In compliance with it the presence of at least two types of 5HT receptors is proposed on the snail and insect hearts, which show a similarity with the A or C receptors classified by GERSCHENFELD [2]. The existence of two types of receptors was confirmed by the experiments with antagonists. Among different amino acids a possible transmitter role of the glutamate was supported in the literature. It was found that neurones showing D-response to the ACh are sensitive to the iontophoretically applied glutamate [16]. Dopamine is effective on a less number of cells than the 5HT. The effect of dopamine could be excitatory, inhibitory or variable. The effect manifested at the dopamine receptors appeared to be Cl⁻-dependent in the majority of the neurones or it may be accounted for by a combined ionic mechanism to the 5HT effect [8].

Peculiarities of the Br-type activity

Among the neurones found in the central nervous system of Mollusca the bimodal pacemakers represent a characteristic type of activity. The activity pattern consists of two components: slow membrane oscillations and series of spikes. The RPal neurone of such a type in the *Helix* ganglia exhibits its typical activity pattern between 12 and 30 °C. Over the ranges of these

temperatures the bursting activity became continuous or the spontaneous activity was stopped [20, 32] (*Figs 3 and 4*). The slow oscillation being the basis of the burst generation could be related to permeability changes of the membrane depending on intracellular metabolism [32].

Examining the chemical sensitivity of RPal neurone on the basis of the ACh response it could be characterized as a D-type neurone. At the same time the noradrenaline and dopamine hyperpolarized the soma of the neurone. 5HT had no influence on the soma membrane though changed its activity in a synaptic way. Dopamine exerted its effect also synaptically on the Br-activity [19].

Role of cyclic nucleotides in the membrane processes

The membrane effect of cyclic nucleotides was investigated on snail [12] and insect hearts [29]. At the beginning cAMP, DBcAMP, imidazole and theophylline increased the diastolic depolarization of the spontaneous APs, the duration of the plateau phase and the frequency of APs. Later they decreased the amplitude of the action potentials or blocked the spontaneous AP generation. Their effect occur after 10–15 minutes, which suggest the intracellular site of actions. The cAMP, DBcAMP, imidazole and theophylline caused usually a hyperpolarization by several millivolts, however, depolarizing actions could be detected in some cases. cAMP, DBcAMP and theophylline increased also the conductivity of the membrane. Changes in the components of the spontaneous action and resting potentials could be associated with a decrease of K-permeability and with an increase of Ca-permeability of the membrane. The permeability changes under the influence of cyclic nucleotides occurred as a result of phosphorylation of the membrane components [30].

After pretreatment with cyclic nucleotides or theophylline the effect of 5HT and ACh (*Fig. 5*) failed to occur on the membrane of *Helix* heart cells. The common application of 5HT with cyclic nucleotides decreased, while theophylline increased the resistance of the surface membrane as compared to the control [12]. As it was published earlier by S.-RÓZSA and PÉCSI [24] the *Helix* heart activity could be protected by UDP and CDP against the stimulatory effect of 5HT, while GTP, UTP and CTP transform it into an inhibitory one. On the *Helix* heart the cyclic nucleotides and theophylline potentiated the effect of dopamine decreasing membrane resistance [30]. The results showed that the role of cyclic nucleotide must be emphasized in the late effect of transmitters and in the regulation of membrane permeability.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ВОЗБУДИМЫХ МЕМБРАН

ТИБОР КИШШ и ЯНОШ ШАЛАНКИ

Использование современных электрофизиологических методов исследования, таких как внутриклеточное отведение и раздражение, ионофорез, введение красителей в клетку и применение метода фиксации напряжения дало возможность более точного определения различных параметров возбу-

димости мембран. На основании установленных электрофизиологических параметров естественно высказать мнение о неоднородности возбудимых мембран как с точки зрения генерации потенциалов, так и с точки зрения химической чувствительности, что правомерно даже в том случае, когда эта неоднородность не подтверждается с помощью морфологических методов. Эта гетерогенность клеточных мембран лежит в основе пластичности и дифференцированного функционирования клеток. При действии различных биологически активных веществ избирательно меняется проницаемость мембраны для одного или нескольких ионов, что и лежит в основе генерации, восприимания, проведения и анализа возбуждения. В нашем Институте более десяти лет проводится изучение свойств возбудимых мембран. Кроме исследований гигантских нейронов гастропод (*Helix*, *Lymnaea*) изучались мышечные клетки сердца насекомых и улиток.

Целью настоящих исследований являлось изучение механизмов возникновения потенциалов, ритмической активности и выяснение влияния различных медиаторных веществ, то есть познание элементарных явлений в возбудимых структурах.

Характеристика активности нейронов

Применение современных микроэлектрофизиологических методов исследования потребовало проведения измерений на идентифицированных клетках. На основании установления локализации нейронов, а также их химических и электрофизиологических свойств были построены клеточные карты центральной нервной системы виноградной улитки и большого прудовика (рис. 1).

Нейроны брюхоногих моллюсков способны спонтанно генерировать потенциалы действия. На основании сопоставления различных типов спонтанной активности [17] разделили идентифицированные нейроны на следующие:

- а) молчащие нейроны,
- б) пейсмейкерные нейроны без синаптического входа,
- в) пейсмейкерные нейроны под синаптическими воздействиями,
- г) нейроны, управляемые синаптически.

На основании сопоставления межспайковых интервалов идентифицированные нейроны в ганглии большого прудовика были разделены на группы с мономодальной, бимодальной и мультимодальной активностью [6].

При рассмотрении гистограмм межспайковых интервалов можно считать, что ритм в случае мономодального распределения возникает в одном участке нейрона, в то время как в других случаях ритм генерируется в двух или более участках нейрона. Клетки с осцилляторной активностью представляют особенный интерес с точки зрения возникновения ритма. В этих клетках разные механизмы ответственны за генерацию спайка и медленной волны, хотя местом возникновения спайка всегда является начальный сегмент аксона. Необходимо принимать во внимание, что эти категории характеризуют функциональное состояние клетки только при определенных условиях, и не являются постоянным свойством одного или более нейронов [22].

Потенциал покоя (ПП) мембраны

Нейроны улиток

ПП идентифицированных нейронов в центральной нервной системе большого прудовика колебались в пределах от -30 до -70 мв, в среднем -40 мв наблюдалось чаще всего [17]. Бимодальный пейсмейкерный нейрон виноградной улитки RPa1 имеет ПП в среднем -55 ± 5 (мв) [18]. Авторы предполагали, что существенную роль в создании ПП в некоторых случаях играет электрогенный натриевый насос. В других случаях низкие значения ПП, особенно у нейронов прудовика, связаны с высокой натриевой проницаемостью мембраны в покое.

Сердечная мышца улитки

ПП сердечных клеток улитки в физиологическом растворе в среднем оказался равным $50,6 \pm 3,4$ (мв). ПП был главным образом K^+ -зависимый. При концентрации $[K]_0$ ниже 4 мМ зависимость между $[K]_0$ и ПП не была прямолинейной.

В безнатриеом растворе наблюдалась гиперполяризация клеточной мембраны на 20%, что указывает на высокую натриевую проницаемость мембраны в покое [10].

Сердечная мышца насекомых

Известно, что в мышечных клетках сердца большинства насекомых недостаток ионов Na^+ не вызывает изменения в генерации как мембранного потенциала, так и потенциала действия [1, 14, 15]. Исследования мышечных клеток сердца Orthoptera и Mantodea подтвердили калиевую зависимость ПП, однако, наблюдаемые в то же время, низкие его значения от -20 до -40 (мв) дают возможность предположить участие в нем и других ионов [28].

Ионный механизм генерации потенциала действия (ПД)

Центральная нервная система улитки

В литературе известны противоречивые данные, связанные с механизмами возникновения возбуждения не только в случаях различных видов моллюсков, но даже и в пределах одного и того же вида [3, 13, 23]. Многие авторы опубликовали данные, из которых следует, что активность некоторых гигантских нейронов не изменяется в безнатриевой среде. Кишиш и Шаланки [7] обнаружили, что активность идентифицированных нейронов прудовика быстро прекращалась в безнатриевой среде, но были нейроны, активность которых поддерживалась в таком растворе в течение 10—20 мин. В то же время во многих случаях генерация спонтанных потенциалов действия блокировалась бескальциевым раствором. На основании полученных данных идентифицированные нейроны были разделены на следующие группы:

- а) Na^+ -зависимые, ТТХ чувствительные,
- б) менее Na^+ -зависимые, ТТХ устойчивые,

в) нейроны, у которых в безнатриевой среде в создании входящего тока участвуют ионы Ca^{++} .

Опыты с фиксацией напряжения на мембране также подтвердили предположение о том, что входящий ток — натрий зависимый.

В некоторых случаях было обнаружено, что изменение концентрации ионов Na^+ в наружной среде не вызывало изменения входящего тока [13]. Это также указывает на возможное участие ионов Ca^{++} в создании входящего тока. В опытах с фиксацией напряжения на мембране нейрона RPa1 было обнаружено, что в безнатриевой среде овершут исчезает. Блокирующее действие тетродотоксина осуществлялось только при очень высоких концентрациях. В растворе, лишенном натрия и кальция, входящего тока не наблюдали. На основании полученных результатов было установлено, что в бескальциевом растворе исчезает овершут. В то же время ионы Ca^{++} не замещали ионы Na^+ , даже в безнатриевой среде ионы Ca^{++} теряют способность переносить заряды. Из этого следует, что ионы Ca^{++} одновременно могут быть переносчиками зарядов и могут участвовать в регуляции проводимости медленных каналов [21].

Сердечная мышца улитки

Как в безнатриевом, так и в бескальциевом растворах генерация спонтанных ПД тормозится. ТТХ, строфантин и ионы марганца блокировали спонтанную активность. На основании полученных данных о двух ионном механизме возникновения ПД предположили, что в создании входящего тока участвуют оба иона (Na^+ , Ca^{++}). Если концентрацию $[\text{Ca}]_0$ увеличивали, то скорость восходящей фазы и амплитуда ПД возрастали. При повышении концентрации $[\text{Na}]_0$ такого эффекта не наблюдали [10]. Подобное явление наблюдалось на нейроне RPa1, где отмечено возрастание входящего тока в результате повышения концентрации $[\text{Ca}]_0$ [21].

Сердечная мышца насекомых

На сердце насекомых как безнатриевый, так и бескальциевый растворы блокировали генерацию спонтанной электрической активности. Далее ТТХ и ионы марганца тоже препятствовали генерации ПД [26]. На основании этих данных можно было предполагать участие ионов Na^+ в восходящей фазе ПД, которая блокируется с ТТХ и участие ионов Na^+ и Ca^{++} во второй фазе ПД, которая блокируется только ионами Mn^{++} , что указывает на преимущественную роль ионов Ca^{++} в этой фазе.

Химическая гетерогенность возбудимых мембран

Действие ацетилхолина (ACh) введенного с помощью перфузии или ионофоретической микроинъекции, вызывает два типа ответов, которые были названы Тауцом и Гершенфельдом [31] Н- или D-ответом. Аналогично и в центральной нервной системе большого прудовика можно было выделить эти группы нейронов [4]. Кроме этого наблюдались клетки, относящиеся к третьей группе. Большинство этих клеток характеризовались синаптическими влияниями. Анализируя взаимоотношения между ПП и E_{ACh} в трех группах нейронов [5], обнаружили, что ПП клеток типа D выше, а ПП нейронов типа

Н ниже, чем E_{ACh} . В третьей группе существенного различия между E_{ACh} и ПП не обнаружено. Искусственные де- или гиперполяризацию клеток, относящихся к третьей группе, можно было превратить в типа D или H (рис. 2). Функциональная значимость этого явления может быть существенной ввиду того, что большинство нейронов не может быть отнесено к группам D или H потому, что в результате незначительного изменения ПП может измениться эффект действия ацетилхолина. Предполагается, что эти клетки — синаптически управляемые нейроны со сложной активностью. Были установлены также натриевая зависимость деполяризационного и хлорная зависимость гиперполяризационного ответа.

На сердце насекомых (*Locusta*) и улитки (*Helix*) ACh оказывает двойное влияние. На сердце насекомых высокая концентрация ACh повышала, а низкая концентрация замедляла частоту ПД. Наоборот, на сердце улитки ACh в высоких концентрациях (10^{-4} М) всегда полностью угнетал спонтанную активность.

После удаления ионов Na^+ и Ca^{++} из физиологического раствора эффект действия ACh не наблюдался. На основании этих данных было высказано предположение о том, что молекулы ACh, присоединившись к рецептору, изменяют ионную проводимость мембраны [27]. Наличие серотонина (5HT) в нервной системе и на периферии у моллюсков доказано и он выполняет роль медиатора. Влияние серотонина на нейроны прудовика разнообразное, так как он может вызывать возбуждающий, тормозящий и переменный эффекты. Было доказано, что возбуждающее действие связано с увеличением натриевой проницаемости мембраны. Предполагается, что тормозные и переменные эффекты действия серотонина зависят от изменения проницаемости мембраны к ионам Cl^- и K^+ [8].

На мембранах мышечных клеток сердца улитки [11] и саранчи [25] эффект действия серотонина может быть возбуждающим и тормозным. В небольших концентрациях он деполяризует мембрану клеток в сердце улитки, в то же время как в высоких концентрациях он гиперполяризует мембрану. Был обнаружен аналогичный двойной эффект действия серотонина, связанный с повышением или понижением проводимости мембраны [11]. Исследуя роли различных ионов в осуществлении эффектов действия серотонина, установили, что в основе деполяризующего эффекта лежит изменение натриевой проницаемости мембраны, в то время как гиперполяризующий эффект связан с изменением хлорной проницаемости мембраны. На основании полученных данных предположили существование не менее двух типов фармакологических рецепторов серотонина в сердце улитки и саранчи. Эти рецепторы указывают на сходство с рецепторами типа «А» и «С», описанными Гершенфельдом [2]. Существование двух типов рецепторов было подтверждено в опытах с использованием различных антагонистов.

Среди известных аминокислот по литературным данным только глутамату приписывается функция медиатора. На нейронах виноградной улитки обнаружили, что только те клетки отвечают на введенный ионтофоретически глутамат, которые в ответ на ACh реагируют деполяризацией, то есть клетки типа «D» [16].

Допамин также как и серотонин оказывает возбуждающее, тормозное или переменное действие на нейроны. Оказалось, что влияние допамина на рецепторы является Cl^- -зависимым в большинстве нейронов, или, также как и в случае действия серотонина, имеет комбинированный ионный механизм [8].

Свойства осцилляторной активности

Среди нейронов, находящихся в центральной нервной системе моллюсков, особым типом активности характеризуются так называемые бимодальные пейсмейкерные нейроны. Активность состоит из двух компонентов: из медленной осцилляции и из пачек импульсов. Как правило, каждая пачка импульсов возникает на гребне волны медленной деполяризации. Нейрон RPa1 в ганглии виноградной улитки обладает такой активностью, которая в пределах 12—30 °С постоянна. Вне этих температурных границ активность становится непрерывной или прекращается [20, 32] (рис. 3 и 4).

Предполагается, что медленная осцилляция, лежащая в основе пачечной активности, связана с изменениями проницаемости мембраны, которая зависит от внутриклеточного метаболизма [32]. Исследовали химическую чувствительность нейрона RPa1 и установили, что на основании ACh ответа этот нейрон можно отнести к D-типу клеток. Норадреналин и допамин в то же время гиперполяризовали сому. 5НТ не влияет на мембрану сомы, но синаптически видоизменяет активность клетки. Допамин также синаптически влияет на Vg клетку [19].

Роль циклических нуклеотидов в регуляции мембранных процессов

Мембранные эффекты действия циклических нуклеотидов были изучены на сердце улитки [12] и саранчи [29]. Циклический АМР, дибутирил циклический АМР, теофилин и имидазол в начале повышали диастолическую деполяризацию спонтанных ПД, длину плато фазы и частоту ПД. Позднее они уменьшали амплитуды ПД, даже в некоторых случаях блокировали спонтанную активность. Эффекты их воздействия наблюдались через 10—15 мин, что, по-видимому, связано с внутриклеточным действием этих веществ. Циклический АМР, имидазол и теофилин гиперполяризовали сердечные клетки улитки на несколько мв, но в некоторых случаях наблюдали деполяризацию тоже.

При действии сАМР, дибутирил сАМР и теофилина проводимость мембраны также возрастала. Изменения в фазах ПД и ПП связаны с уменьшением калиевой проводимости и увеличением кальциевой проводимости. Изменения в проницаемости мембраны в результате эффектов действия циклических нуклеотидов происходят за счет фосфорилирования компонентов мембраны [30].

После инкубации сердца улитки с циклическими нуклеотидами и теофилином возбуждающий эффект 5НТ и тормозящий эффект ACh (рис. 5) не наблюдался. В результате совместного действия циклического нуклеотида и 5НТ сопротивление мембраны уменьшалось, в то время как после инкубации в теофиллине и 5НТ сопротивление мембраны возрастало по сравнению с контролем [12]. Необходимо отметить, что среди нуклеотидов UDP и CDP блокируют возбуждающий эффект 5НТ, в то время как GTP, UTP и CTP превращают его в тормозной [24].

Эффект действия допамина на сердце улитки увеличивался в присутствии циклических нуклеотидов и теофилина, одновременно уменьшая сопротивление мембраны [30].

Эти результаты подтверждают предположение о том, что в регулировании проницаемости мембраны и в эффективности действия медиаторных веществ циклические нуклеотиды играют существенную роль.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

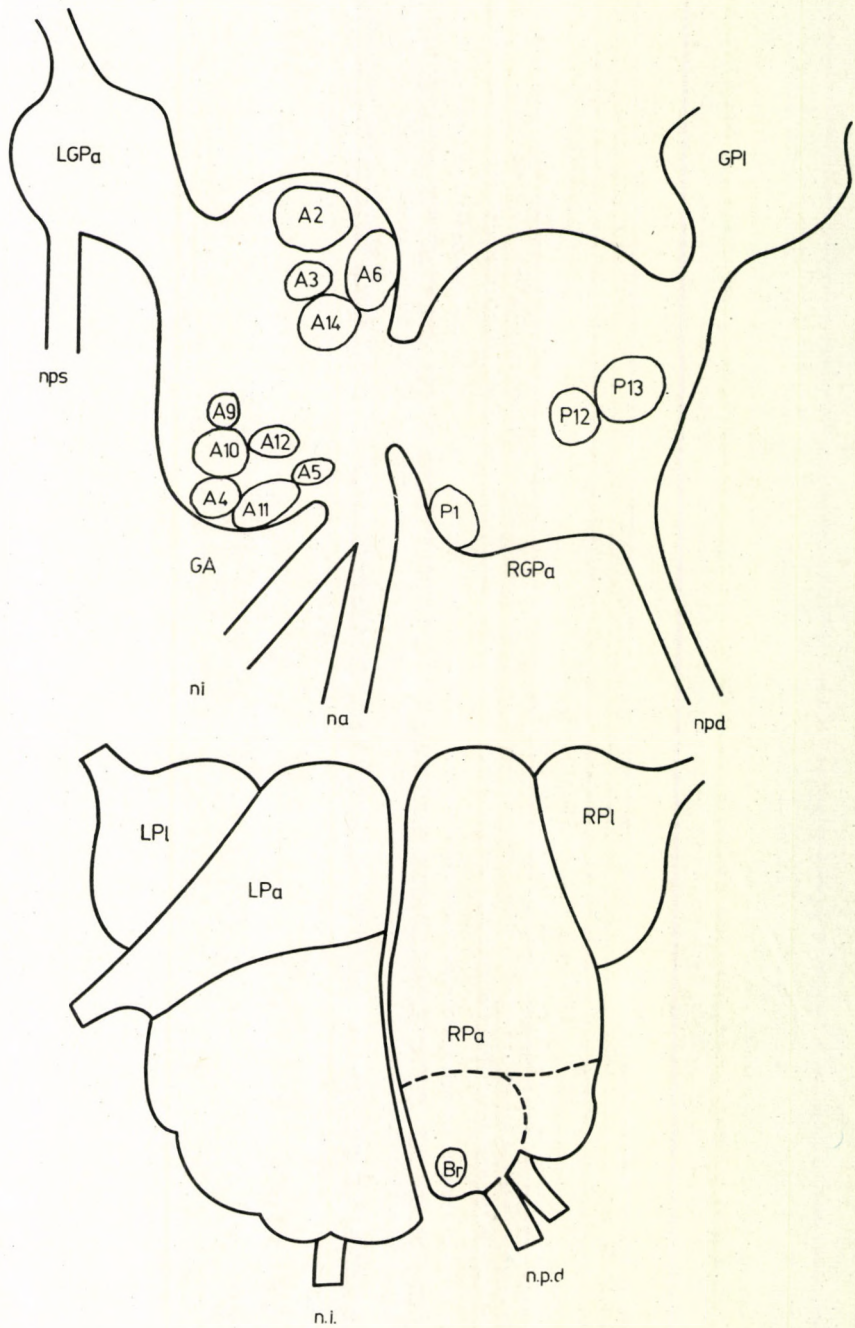
1. FOURCROY, S. J. (1967): Microelectrode studies of the house fly heart, *Musca domestica* L. — *Master's thesis, San Jose Stat College.*
2. GERSCHENFELD, H. M. (1973): Chemical transmission in invertebrate central nervous system and neuromuscular junctions. — *Physiol. Rev.* **53**, 1—119.
3. JERELOVA, O. M., I. V. KRASIS, B. N. VEPRINTZEV (1972): The effect of Na⁺, Ca⁺⁺ and Mg⁺⁺ on the amplitude of the action potential from giant neurons of *Lymnaea stagnalis*. — *Comp. Biochem. Physiol.* **40**, 281—293.
4. KISS, I., J. SALÁNKI (1971): The heterogenic chemical sensitivity of the central neurons of *Lymnaea stagnalis* L. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 39—52.
5. KISS, I., J. SALÁNKI, M. VÉRÓ (1972): Dependence of reaction to ACh on the membrane potential of neurones of *Lymnaea stagnalis*. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 21—27.
6. KISS, I. (1973): Statistical analysis of rhythmic discharges and chemical sensitivity of central neurones in *Lymnaea stagnalis* L. — *Neurobiology of Invertebrates* (Ed.: J. SALÁNKI), Akadémiai Kiadó, Budapest and Plenum Press, New York.
7. KISS, I., J. SALÁNKI (1973): The role of ionic environment in the potential generation of the giant neurones of *Lymnaea stagnalis*. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 55—71.
8. KISS, I. (1975): Analysis of the effect of iontophoretically applied serotonin and dopamine on the identified neurones of the central nervous system of *Lymnaea stagnalis*. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 29—42.
9. KISS, T., K. S.-RÓZSA (1971): Effect of ions on resting and action potentials of the myocardial fibres of *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **40**, 27—35.
10. KISS, T., K. S.-RÓZSA (1973): The role of mono- and divalent cations in the spike generation of myocardial cells in the snail, *Helix pomatia* L. — *Comp. Biochem. Physiol.* **44A**, 173—181.
11. KISS, T., K. S.-RÓZSA (1975): Site of action of 5-hydroxytryptamine on the membrane of heart muscle cells in *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 61—72.
12. KISS, T., K. S.-RÓZSA (1975): Membrane effects of cyclic nucleotides and their role in the realization of transmitter actions on the heart muscle cells of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 43—60.
13. MAGURA, I. S., I. KISS, O. A. KRYSHTAL (1971): Current-voltage relations of the giant neurone soma membrane of *Lymnaea stagnalis*. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **40**, 221—228.
14. McCANN, F. V. (1964): The effect of anion substitution on bioelectric potentials in the moth heart. — *Comp. Biochem. Physiol.* **13**, 179—188.
15. MILLER, T. (1969): Initiation of activity in the cockroach heart. — *Comp. Physiology of the heart: Current Trends. Proc. of a Symposium held at Hanover, New Hampshire* (Ed.: F. McCANN). *Experientia Suppl.* **15**, 206—218.
16. SALÁNKI, J. (1968): Studies on the effect of iontophoretically applied L-glutamate on the giant nerve cells of Gastropoda (*Helix* and *Lymnaea*). — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 75—81.
17. SALÁNKI, J., I. KISS (1969): Identified cells in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* L. (Gastropoda). — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 63—75.
18. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, K. ELEKES (1972): Physiological and morphological characteristics of Br-type neuron in the central nervous system of the snail, *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **42**, 243—254.
19. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ (1973): Chemical sensitivity at different temperatures of the Br-type, bimodal pace-maker neurone in the CNS of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **44**, 51—59.
20. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ (1973): Temperature dependence in the activity pattern in the Br-type cell of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **43**, 115—124.
21. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ, I. S. MAGURA (1975): Role of Na- and Ca-ions in the generation of spike activity in the Br-type neuron of *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* (in press)

22. SALÁNKI, J. (1976): Results and perspectives in research on gastropoda brain. — *In: Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda Brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) pp. 61—73, Akadémiai Kiadó, Budapest.
23. SATTELLE, D. B., N. J. LANE (1972): Architecture of Gastropoda central nervous tissues in relation to ionic movements. — *Tissue and Cell* **4**, 253—270.
24. S.-RÓZSA, K., T. PÉCSI (1968): Investigation of the role and mechanism of effect of nucleotides on the isolated hearts of molluscs. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 61—74.
25. S.-RÓZSA, K., I. V.-SZÓKE (1972): The effect of bioactive substances on the heart muscle cell-membranes of *Locusta migratoria migratorioides* R. F. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **41**, 27—36.
26. S.-RÓZSA, K., I. V.-SZÓKE (1972): Ion mechanism of the resting and action potentials in the heart of some insect species. — *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 495—506.
27. S.-RÓZSA, K., T. KISS, I. V.-SZÓKE (1973): On the role of bioactive substances in the rhythm regulation of heart muscle cells of Gastropoda and Insecta. — *In: Neurobiology of Invertebrates* (Ed.: J. SALÁNKI), pp. 167—181. Akadémiai Kiadó, Budapest.
28. S.-RÓZSA, K., T. KISS, I. V.-SZÓKE (1974): Comparative physiological study of excitatory processes in myocardial cells. — *J. Obsch. Biol.* **35**, 762—777 (in Russian)
29. S.-RÓZSA, K. (1974): Regulation of the second messenger system to the electrogenesis and regulation of the contraction in the heart cell membrane of insecta. — *Comp. Biochem. Physiol.* **49A**, 81—88.
30. S.-RÓZSA, K., T. KISS (1976): Role of cyclic nucleotides in the effect of transmitters on the heart of *Helix pomatia* L. — *Comp. Biochem. Physiol.* **53C**, 13—16.
31. TAUC, L., H. M. GERSCHENFELD (1961): Cholinergic transmission mechanism for both excitation and inhibition in molluscan central synapses. — *Nature* **192**, 366—367.
32. VADÁSZ, I., M. VÉRÓ (1975): Ion current temperature dependence of Br-type neuron of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 129—137.

KISS TIBOR, SALÁNKI JÁNOS

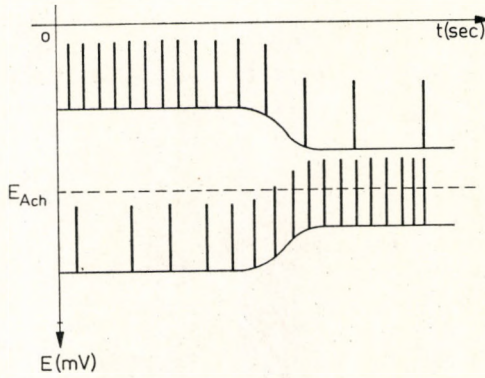
H-8237 Tihany

Biológia, Hungary



1. ábra. A *Lymnaea* (felül) és a *Helix* (lent) ganglionok sejtterképe az identifikált neuronokkal

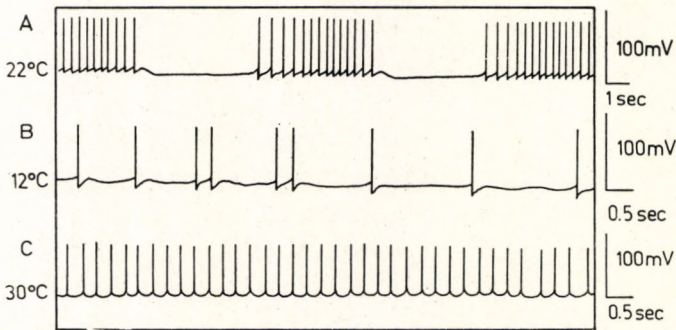
Fig. 1. Schemes of *Lymnaea* (bottom) and *Helix* (below) ganglia with identified neurones
 Рус. 1. Расположение идентифицированных клеток в ганглиях большого прудовика (вверху) и виноградной улитки (внизу)



2. ábra. Az ACh-hatás MP függésének sémája. A szaggatott vonal az E_{ACh} szintet jelöli. Ha a MP ennél a szintnél kisebb, az ACh hiperpolarizálja, ha magasabb, akkor depolarizálja a sejtmembránt

Fig. 2. Schematic demonstration of the dependence of reaction to ACh on the MP. Broken line indicates the level of E_{ACh} . When MP is lower than this level, the effect of ACh results in hyperpolarization, when higher, a depolarization occurred

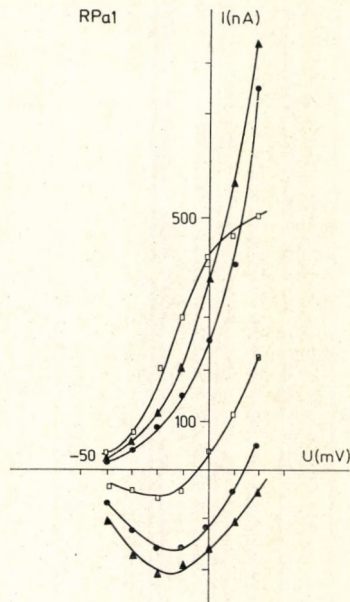
Рис. 2. Влияние ACh в зависимости от уровня мембранного потенциала. Пунктирная линия показывает E_{ACh} . Если МП меньше этого уровня, ACh гиперполяризует, если МП выше этого уровня, ACh деполяризует клеточную мембрану



3. ábra. Az RPal neuron spontán aktivitásának hőmérsékletfüggése

Fig. 3. Temperature dependence of the spontaneous activity in the RPal neurone

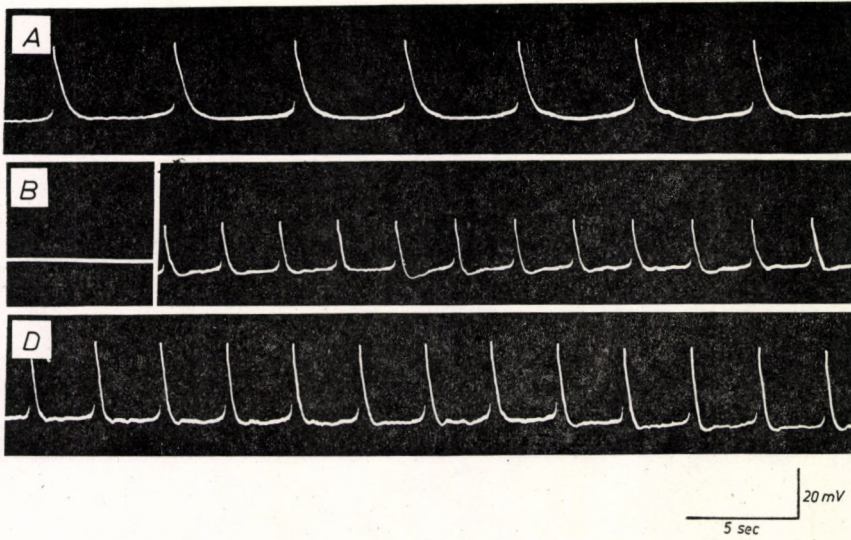
Рис. 3. Температурная зависимость спонтанной активности нейрона RPal



4. ábra. Az RPal neuron ion-áramainak változása a hőmérséklet függvényében. \square — 7 °C, \circ — 22 °C, \blacktriangle — 33 °C

Fig. 4. Temperature dependence of ion-currents in the RPal neurone. \square — 7 °C, \circ — 22 °C, \blacktriangle — 33 °C

Рис. 4. Температурная зависимость ионных токов нейрона RPal. \square : 7 °C; \circ : 22 °C; \blacktriangle : 33 °C



5. ábra. A DBcAMP hatása az ACh-effektusra. *A* — kontroll; *B* — ACh (5×10^{-6} M) hatása; *C* és *D* — az ACh hatása a DBcAMP-al (10^{-4} M) előkezelt szíven 2 és 10 perccel az applikálást követően

Fig. 5. Change of the ACh-effect after DBcAMP pretreatment. *A* — control; *B* — effect of ACh (5×10^{-6} M); *C* and *D* — effect of ACh on the heart pretreated with DBcAMP (10^{-4} M) 2 and 10 min after application

Рис. 5. Влияние дибутирил сАМР на действие АСh. *A* — контроль; *B* — влияние АСh (5×10^{-6} М); *C* и *D* — действие АСh на сердце, обработанное дибутирил — сАМР (10^{-4} М), через 2 и 10 мин после аппликации АСh

IDEGI INTEGRÁCIÓ MECHANIZMUSAINAK KUTATÁSA

S.-RÓZSA KATALIN

Az utóbbi években a membránszinten zajló események vizsgálata mellett előtérbe került a kisszámú neuron együttesek, vagy egyszerű neuron hálózatok strukturális és funkcionális szerveződésének feltárása. Az elemi jelenségek kutatásához viszonyítva a meghatározható számú neuront tartalmazó ideghálózat tanulmányozása komplexebb szintet képvisel, és mintegy átmenetet jelent a sejtszintű neurofiziológiai kutatások és az összetettebb integratív tevékenységre épülő viselkedésvizsgálat között.

Intézetünkben az utóbbi években Molluskákön több olyan készítmény került kifejlesztésre, mely módot ad integratív folyamatok direkt vizsgálatára, s valós neuron-hálózatok szerveződésének leírására.

Gastropoda szívek központi szabályozásának szerveződése

A szív működéssel (és kisebb mértékben a cardio-renális rendszer egészével) kapcsolatban álló neuronhálózat viselkedését elsősorban a szenzoros bemenetek által létrehozott központi változásokkal összefüggésben vizsgáltuk.

A kísérletek *Helix pomatia* L. éber egyedeiből előállított agy-szívideg-szív készítményen folytak [3]. Párhuzamosan regisztráltuk a szív-kontrakciókat, a szívidegi extracellulárisan elvezetett aktivitását és két kiválasztott központi neuron intracelluláris aktivitását (1. ábra). A központi neuronok identifikálása fiziológiai mutatók alapján, valamint CoCl_2 intracelluláris vagy retrográd injektálásával [4] történt. A perifériás receptorok ingerlését főként taktilis ingerrel, máskor 5-hydroxytryptamin intracardiális bevitelével végeztük.

Vizsgálataink során 22 neuront azonosítottunk, melyek kapcsolatban állnak a szív működés szabályozásával. Ezek mindegyike direkt vagy indirekt bemenetet kap a szívből, de a szív működését csak egy részük módosítja. A szív szabályozását végző neuronok szórtan helyezkednek el a viscerális és jobb parietális ganglionban (2. ábra). *Helix pomatia* központi idegrendszerében azonosított neuronhálózat nemcsak a szív, hanem a cardio-renális rendszer egészének szabályozását is végzi [1].

A cardio-renális rendszer szabályozását végző 22 neuron között szenzoros, motoros és interneuronokat találtunk. A szenzoros és motoneuronok identifikálása a szóma kisüléssel korreláló, szívidegről elvezethető jelek segít-

ségével történt, majd a sejtek axonjának szívidegbe haladása CoCl_2 intracelluláris bevitelével nyert bizonyítást [5]. A szenzoros sejtek többsége bipoláris, gazdag elágazással míg a motoneuronok unipolárisak, az interneuronok pedig többnyire pseudo-unipolárisak (3. ábra), a ganglionban végződő arborizációval.

A szív taktilis és kémiai ingerlésére reagáló sejtek válasza spontán aktív sejteken gátlás, aktivitásfokozódás vagy kettős hatás volt. A sejtek gátlása és serkentése az esetek többségében gátló (GPSP) vagy serkentő (SPSP) poszt-szinaptikus potenciálok közbeiktatásával történt. A poszt-szinaptikus potenciálokat nem generáló sejtek többnyire elsődleges érző neuronnak felelnek meg, hallgatólag sejtek a szív ingerlésre szinaptikus jelekkel és AP generálással válaszoltak.

Az identifikált, szív működés szabályozásában részt vevő neuronok többsége egyaránt reagált a szív taktilis és kémiai ingerlésére. Taktilis ingerre 9 sejt aktivitásfokozódással és egy kettős reakcióval válaszolt. Kémiai inger 7 sejten aktivitásfokozódást, 6 sejten gátlást és 3 sejten kettős választ hozott létre. Sejtek egy része eltérő választ adott, taktilis, illetve kémiai ingerlésre.

A szóna kisülése a szívidegen korreláló jel formájában az RPa1, RPa5, V12, V13, V14 és V21 neuronok esetén azonosítható. E sejtek közül a V12 és V13 szív működést gátló motoneuronok, intestinális idegbe futó axonnal.

A motoneuronok mellett több bemenettel kapcsolatban álló jellegzetes aktivitási mintázattal rendelkező interneuronokat is azonosítottunk, melyek nemcsak a szív receptor zónáiból érkező információ hatására módosítják működésüket, hanem a pericardium, vese, máj és véredények ingerlésére is reagálnak. E sejtek közül a V21 neuron a legtipikusabb, mely egyben a szívet szabályozó neuronhálózat központi eleme. A V21 fázisos vagy tónusos mintázattal rendelkezik, mely szoros kapcsolatban áll a szív működéssel (4. ábra). E sejt fázisos működése burst-szerű rendezettségben jelentkezik, és a kisüléscsoport egybeesik a szívkontrakcióval. A V21 neuron működése a szív, pericardium és vese ingerlésekor egyaránt tónusossá válik (4. ábra, A, B, C), a folyamatos üzemmód pedig fény hatására ismét burstszerű lesz (4. ábra, D). A V21 sejt tónusos kisülése minden esetben gátolja a szív működést, függetlenül attól, hogy melyik bemenet aktiválásának eredményeként lépett fel.

V21-hez hasonlóan fázisos vagy tónusos kisüléseket mutatott az RPa1 (Br-sejt) is. Az RPa1 sejt burst kisülései is tónusossá váltak a szív ingerlésekor, ez azonban a szív-ritmust nem befolyásolta.

A szabályozó hálózat elemeinek efferens hatását a sejtek hiper-, illetve depolarizálásával szimuláltuk. Vizsgálataink szerint csak a moto- és interneuronok depolarizálása modulálja a szív működést. A vizsgált sejtek között 6 motoneuron és 3 interneuron hatástípusát írtuk le.

A szív működés szabályozását végző sejtek közötti kapcsolat és az alávagy fölérendeltségi viszony tisztázására a központi neuronok kapcsolási típusát, valamint kölcsönhatását is vizsgáltuk. Megállapítottuk, hogy a V21 sejt számos sejttel szinaptizál a viscerális ganglionon belül. A sejtek egy részéhez SPSP-eket, másokhoz GPSP-eket továbbít. A V21 követő sejtjein a poszt-szinaptikus potenciálok a tónusos kisülés idején jelennek meg. Az egyik sejten, amelyhez a V21 SPSP-eket küld, az aktivitás foka függ az aktivált bemenet jellegétől, így a vese és a véna ingerlése intenzív AP generálást indít, de a szív és aorta ingerlése csak SPSP megszaporodást okoz.

Gátló poszt-szinaptikus potenciálokat is számos sejt kap a V21-től, többek között a V22 sejt is. A V22 sejtnek van egy szimmetrikusan szervezett

sejtpárja is. E két sejt a szív, vese és véna ingerlésekor nagy GPSP-k részvételével gátlódik, de az aorta ingerlésére nem reagál (5. ábra). E két sejten a GPSP-k és a kisülés gátlása a V21 neuron tónusos tüzelése alatt lép fel. A két követő sejt egymással nincs direkt kapcsolatban, egyik sejt membránjának polarizálása sem befolyásolja a másik működését, a V21 sejt viszont mindkettő kisülését azonos módon változtatja meg. Ez azt mutatja, hogy e két sejt működését a vezér elem szinkronizálja. Egy másik sejtpáron a V21 tónusos működésekor frekvenciafokozódás lép fel. E szimmetrikus működésű sejtpáros egymással elektromosan kapcsolt, axo-axonális szinapszison át (3. ábra, D).

A szimmetrikusan szervezett sejtpárosok mellett olyan sejtpárokat is találtunk, melyek egyidejű rövid lefutású frekvenciafokozódással reagálnak a cardio-renális rendszer különböző tagjainak ingerlésére, bár eredeti aktivitási mintázatuk eltérő. Az aorta és a pitvar ingerlésekor mindkét sejten burst-szerű aktiválás figyelhető meg, melyet némi késéssel a szív működés gátlása követ. A kamra, véna, máj, vese ingerlésére ez a fajta aktivitás nem lép fel [2].

Az adatok igazolták, hogy más-más sejtpáros szállítja az információt a cardio-renális rendszer különböző tagjaitól a hálózat központi elemét alkotó V21 interneuronhoz, melyen már csak uniformizált válasz figyelhető meg.

Eredményeink szerint a ganglionáris idegrendszerben is hierarchikus rendezettségű az egyes szerveket vagy szervrendszereket szabályozó neuron-populáció. Ez azonban funkcionálisan szervezett hierarchiát jelent, esetenként a morfológiai hierarchia azonosítási lehetősége nélkül. A hierarchikus felépítést hangsúlyozza a szenzoros, a moto- és interneuronok jelenléte az identifikált neuron-populációban, valamint a bemenetek több szinten való azonosíthatósága.

Eredményeink szerint a hálózat központi elemeinek szintjén, vagyis az interneuronok aktivitási mintázatában már nem különíthető el a bemenet eredete, mivel pl. a V21 sejten a cardio-renális rendszer bármely tagjának ingerületbejutása folyamatossá teszi a burst-szerű kisülést, s ennek eredménye minden esetben a szív gátlása. A bemenet eredete azonban a hálózat közti elemein elkülöníthető, mert ezek a különböző perifériás mezők (aorta vagy véna, pitvar vagy kamra) bemeneteinek felvételére specializálódtak. A hálózat ezen elemeinek viselkedése lehetőséget nyújt a neuronhálózat sub-rendszerekre való osztására. Megállapítottuk, hogy a sub-rendszerek meghatározott receptor mezőkről érkező információk gyűjtő állomásai, egymással direkt kapcsolatot nem alkotnak, működésüket a hálózat vezérelemei (interneuronok) koordinálják. A szív működést szabályozó neuronhálózatban az információ-továbbítás parallel huzalozású pályákon történik, melyek felváltva vagy eltérő kombinációkban működve biztonságosabbá teszik a vezérelemek állandó informálását. A vezérelemek (pl. V21) hatásukat motoneuronokban (pl. V12, V13) keresztül érvényesíthetik, s rendszerint ezek az efferens pályák is kettőztek.

A cardio-renális rendszert, ezen belül a szív működést szabályozó neuronhálózat a túlbiztosított, konvergáló típusú hálózatok csoportjába sorolható.

Kémiai ingerek perifériás és központi megkülönböztetése éticsgán (*Helix pomatia* L.)

Az állat viselkedését döntően befolyásolják a táplálékszerzéssel kapcsolatos folyamatok. Ezek megvalósulásában a csiga száj- és ajakkörüli receptorai fontos szerephez jutnak. A kemoreceptorok vizsgálatára agy-szájszerv készítményt dolgoztunk ki, mely a garatkörüli gangliongyűrűt, a szájszervet és a kettőt összekötő idegeket tartalmazta [8]. E készítményen vizsgálni lehetett az ajak kémiai receptorainak természetét, valamint a kemoreceptorok indukálta változásokat a központi idegrendszer egyes sejtjein. A kísérletek során a n. intestinalis aktivitását extracellulárisan, a központi neuronok aktivitását intracellulárisan, üveg mikroelektrodákkal vezettük el. Az ingeranyagokat a szájszervre applikáltuk (6. ábra).

Megállapítottuk, hogy a száj körüli receptorok kémiai érzékenysége a különböző anyagokra eltérő. A KCl általános depolarizáló tulajdonsága révén hat, de a NaCl, glukóz, szacharóz és desztillált víz szelektív kemoreceptor izgatók [9]. Az eredmények igazolták, hogy a receptorok kemoérzékenysége specifikus, és a periférián íz-diszkrimináció történik.

A cerebrális, parietális, pleurális és viscerális ganglionokban egyaránt találtunk a száj körüli receptorok kémiai ingerlésére reagáló központi neuront. E neuronok más-más bemenetet kapnak a különböző kémiai ingerekre az érző mezőből, és a neuronválaszok is eltérőek. Az eltérő válaszok summációs folyamatok eredményeként alakulnak ki. A viscerális és parietális ganglion az ajakidegtől távolabb helyezkedik el, és itt a poliszinaptikus kapcsolatok dominálnak a neuronok válaszában.

A különböző neuronok közül egyesek minden anyagra azonos módon reagáltak, míg mások az eltérő anyagokra eltérő választ adtak (7. ábra). Az ajakreceptorok ingerlésekor szinaptikus aktiválódás vagy gátlás, illetve a központi neuron membrán potenciáljának változása volt megfigyelhető. Eredményeink szerint a különböző kémiai ingerek eltérő neuronpályákat aktiválnak, és az íz-diszkrimináció a központi idegrendszerben neuron-szinten is végbemegy. Az íz-diszkrimináció folyamatában résztvevő központi neuronok között másodlagos érző sejtek, moto- és interneuronok vannak. A receptorokból a központi neuronokig mono- vagy poliszinaptikus pályán jut el az ingerület, s más szervekből érkező információval keveredve vezet adekvát viselkedésválaszhoz.

Axonpályák vizsgálata *Lymnaea stagnalis* L. központi idegrendszerében

Lymnaea stagnalis izolált központi idegrendszerében 15 neuront azonosítottunk aktivitási mintázatuk alapján. E sejtek axonpályáinak lefutását CoCl_2 intracelluláris injektálásával, illetve retrográd festéssel vizsgáltuk. Megállapítottuk, hogy a neuronok többsége pseudounipoláris, s ezek elágazó axonok segítségével két, esetenként három ganglion között létesítenek összeköttetést. A neuronok be- és kimeneti jellemzőit elektrofiziológiai mérésekkel vizsgáltuk. A szómából regisztráltuk a spontán aktivitást, és vizsgáltuk annak összefüggését az idegekről szívóelektrodával elvezetett extracelluláris jelekkel, másrészt

az idegek ingerlésével kiváltott antidromos és ortodromos válaszokat tanulmányoztuk [6, 7].

A vizsgált axonpályák többsége az intestinális és jobb pallialis idegbe fut ki, de vannak neuronok, amelyek két idegbe is küldenek axont. Más neuronok axonjai nem lépnek ki a ganglionokból (8. ábra).

Az identifikált neuronokat funkcionális szerepüknek megfelelően három csoportba soroltuk:

1. egyszerű, illetve integratív funkciót is betöltő motoneuronok;
2. szenzoros neuronok (elsődleges vagy másodlagos);
3. közvetlen perifériás kimenettel nem rendelkező neuronok, melyek az interganglionáris integratív folyamatokban játszanak szerepet.

Lymnaea központi idegrendszerében e sejtpárokból történt parallel elvezetéssel mind ez ideig nem sikerült közvetlen módon interneuronokat azonosítani, azonban az egyes neuronok bemeneti, illetve kimeneti mintázatának tanulmányozása során arra lehetett következtetni, hogy az óriás neuronokon több serkentő és gátló interneuron hatása konvergál. Különösen a vizsgált idegekbe közvetlen axont nem küldő, feltételezhetően integratív funkciójú neuronok rendelkeznek igen gazdag szinaptikus bemenettel.

Néhány sejtpár esetében mind a CoCl_2 festéssel, mind elektrofiziológiai mérésekkel igazoltuk azok elektrotónusos kapcsolatát. Ezek a sejtek szinkron működést mutatnak, és kölcsönösen befolyásolni képesek egymás aktivitását. Szerepük *Lymnaea* fiziológiai működésének szabályozásában még nem tisztázott.

STUDIES ON THE MECHANISM OF THE NEURAL INTEGRATION

KATALIN S.-RÓZSA

Recently, in addition to the investigation of the membrane events at cellular level, the exposure of the structural and functional organization of simple neural nets or ensembles came into the foreground. In comparison with elementary membrane processes, the investigation of the neuronal network of a given number of cells represents a more complex level of research and creates a transition from neurophysiological investigations on the cellular level to behavioural studies of integrative functions.

In our Institute during the past years several preparations were developed on molluscs for experimental studies of integrative processes and for the determination of the organization of real neuronal networks.

Organization of the central regulation of Gastropoda hearts

The neuronal network regulating the heart beat with special reference to central reactions arising in answer to the sensory inputs originating from the heart and to a lesser degree from the whole cardio-renal system was analyzed.

The investigations were carried out on the brain-heart preparation of the active snail, *Helix pomatia* L. [3]. The heart contractions, the extracellular

activity of the heart nerve and the intracellular activity of two central neurones were registered simultaneously (*Fig. 1*). Identification of the central neurones was made according to the reaction in response to the heart stimulation and that of the intracellular or retrograde injection of CoCl_2 [4]. The stimulation of peripheral receptors was performed mainly by tactile stimuli or with intracardial perfusion of 5-hydroxytryptamine.

As a result of our investigations 22 neurones involved in heart regulation have been identified. All of them received direct or indirect inputs from the heart, nevertheless, only some modified the activity of the heart. The neurones taking part in the regulation of the heart are scattered throughout the visceral and right parietal ganglia (*Fig. 2*). The neural network identified in the central nervous system of *Helix pomatia* regulates both the heart activity and the whole cardio-renal system [1].

Among the neurones, regulating the heart beat and the cardio-renal system sensory neurones, motoneurones and interneurones were found. The sensory and motoneurones were identified according to the correlation of the soma spike with one component of the extracellular activity of the cardiac nerve, further the running of the axons towards the heart was proved by intracellular CoCl_2 staining [5]. The majority of the sensory cells proved to be bipolar displaying rich arborization, while the motoneurones were unipolar and the interneurones had pseudo-unipolar axons terminating within the ganglia (*Fig. 3*).

On the spontaneously active cells the reaction of the cells to the tactile or chemical stimulation of the heart was either inhibition, or increase in the activity, while in some cases biphasic effect occurred. In the majority of the cells inhibition or excitation was due to the generation of inhibitory or excitatory postsynaptic potentials (IPSP or EPSP). The neurones failing to generate postsynaptic potentials were mainly primary sensory cells. Upon the stimulation of the heart the silent cells produced synaptic or action potentials.

Most of the identified cells regulating heart beat reacted to both tactile and chemical stimulation of the heart. Upon tactile stimulation the activity of 9 cells was increased, 12 cells were inhibited and one cell showed biphasic reaction. Chemical stimulation of the heart caused increase in activity on 7 cells, decrease in activity on 6 cells and biphasic response on 3 cells. Several cells responded antagonistically to tactile then to chemical stimuli.

The discharge of the soma was found to correlate with one component of the electrical activity of the heart nerve in RPa1, RPa5, V12, V13, V14 and V21 neurones. Among them V12 and V13 proved to be inhibitory motoneurones of the heart, giving branches into the intestinal nerve.

Together with motoneurones also interneurones were identified showing characteristic pattern of activity and being connected not only with the receptor area of the heart but with the pericardium, blood vessels, kidney and liver, too. Among them, neurone V21 proved to be the most typical, playing at the same time central role at the neuronal network regulating the heart. The pattern of neurone V21 was either tonic or phasic, showing close correlation with heart beat (*Fig. 4*). The phasic pattern of cell V21 appeared as a burst coinciding with heart contractions. The phasic pattern of cell V21 became tonic upon the stimulation of the heart, pericardium and kidney (*Fig. 4A, B, C*), while the tonic pattern turned again to phasic under the influence of illumination (*Fig. 4D*). The tonic pattern of cell V21 always resulted in the

inhibition of heart activity independently from the nature of activated inputs leading to tonic discharges.

Similarly to cell V21 burst activity was found on cell RPa1 (Br cell). The burst activity of cell RPa1 was also turned to tonic pattern during heart stimulation, however, the latter failed to influence heart rhythm.

The efferent influence of the regulating network was tested by hyper- or depolarization of the cells. According to our results the depolarization or hyperpolarization only of moto-, and interneurons modified the heart beat. Among identified neurons the effect of six motoneurons and three interneurons was described.

The interconnections and relationship between central neurons taking part in heart regulation were also studied and an attempt was made to clear up the role of each neuron in the network. Neuron V21 was found to be in contact with numerous cells within the visceral ganglion. Some of the cells receive EPSP-s, while the other ones IPSP-s from neuron V21. On the follower cells of V21 the postsynaptic potentials appear during the tonic firing of V21. On one cell receiving EPSP from V21 the degree of the activation depended on the nature of the activated inputs, e.g. the stimulation of the vein and kidney evoked an intensive generation of action potentials, while the stimulation of the heart and aorta caused only increase in the frequency of EPSP-s.

Among others, cell V22 receives also IPSP-s from neuron V21. Cell V22 has a symmetrically organized partner cell. These two cells were inhibited by large IPSP-s during the stimulation of the heart, kidney and vein, however, the stimulation of the aorta was without effect (*Fig. 5*). On both cells, IPSP-s and the inhibition of discharge appeared during the tonic firing of neuron V21. No direct connection was found between the two cells as the polarization of the membrane of either cell was without effect on the other cell, however, cell V21 influenced in a similar manner the firing of both cells. This shows that the firing of these two cells is synchronized by a command element. On an other pair of the cells increase in frequency was observed during the tonic firing of neuron V21. This pair of cells discharging synchronously coupled electrically through an axo-axonal synapse (*Fig. 3D*).

Beside the symmetrically organized pair of cells also two neurons were found reacting with simultaneous short increase in frequency to the stimulation of different area of the cardio-renal system, although their original pattern of activity differed. On both cells burst activity appeared upon the stimulation of the aorta and auricle causing with some delay the inhibition of the heart beat. This type of activity was not observed during the stimulation of the ventricle, vein, liver and kidney [2].

The data proved that different pairs of the cells transmit the information from various areas of the cardio-renal system to the central member of the network, e.g. neuron V21, where only uniformized reaction can be observed.

According to our data in the ganglionic nerve system the neuron ensemble regulating various organs or system of the organs is built up also in a hierarchical manner. However, it represents only a functional hierarchy without a morphologically organized hierarchy. The hierarchical character of the system was emphasized by the presence of sensory, moto-, and interneurons, among the identified cells, as well as by the detection of the activation of inputs on various levels.

According to our data at the level of the central elements of the network, e.g. in the activity pattern of the interneurone, the origin of the inputs is no longer distinguishable. For example, in cell V21 the activation of various parts of the cardio-renal system caused the turning of burst activity into a tonic one resulting always in the inhibition of the heart. On the middle level of the network the origin of the inputs can be verified as this part is specialized for receiving the inputs from various peripheral areas (aorta or vein, auricle or ventricle). The behaviour of the middle level of the network gives possibility for dividing the neural network into subsystems. It was found that the subsystems can be regarded as collectors of information, running from certain receptor fields, forming no direct connections with each others and being coordinated by a command element (interneurones) of the network. In the network regulating heart beat the transmission of the information takes place in parallel pathways, assuring the permanent information of command elements by alternative or combinative functioning. The command elements (e.g. V21) can realize their effect by motoneurones (e.g. V12, V13) too, and as a rule these efferent pathways are also doubled.

The network regulating heart activity and the whole cardio-renal system belongs to the overguaranteed, convergent networks.

Peripheral and central discrimination of chemical stimuli in the snail (*Helix pomatia* L.)

The behaviour of the animal is basically affected by processes connected with the obtaining of the food. For realizing these behavioural acts the receptors in the area of the mouth and lips are of vital importance. For studying the chemoreceptors brain-lip preparation was made containing suboesophageal ganglionic ring, mouth and the nerve coupled the two systems [8]. This preparation gave possibility to study the nature of chemoreceptors of the lips, as well as the changes of activity of single cells in the central nervous system as a response to chemoreceptor stimulation. During the experiment the activity of the labial nerve was registered extracellularly, while the activity of central neurones was registered intracellularly by glass microelectrodes. The substances were applied to the surface of the mouth (*Fig. 6*).

The chemosensitivity of the receptors in the area of the mouth was found to be different to the various substances. KCl had an effect due to its common depolarizing nature, however NaCl, glucose, saccharose and distilled water can be regarded as specific stimuli of chemoreceptors [9]. The results proved the specificity of the chemosensitivity of the receptors and the discrimination of the taste at the periphery.

In the cerebral, parietal, pleural and visceral ganglia alike there were found neurones reacting to the stimulation of the receptors of the mouth. These neurones received various inputs when different chemostimuli were applied to the sensory area and the answer of the neurones also significantly differed. Various responses were formed as a result of summation. In the visceral and parietal ganglia situating farther from the labial nerve the polysynaptic influences determine the reaction of the neurones.

Some of the neurones reacted uniformly others showed specific answer to different substances (*Fig. 7*). As an answer to the stimulation of chemo-

receptors of the mouth synaptical inhibition and activation or changes in membrane potential of the central neurones were observed. According to our results various neural pathways are activated by different chemical stimuli and the discrimination of taste takes place on the neuronal level of the central nervous system, too. Among the central neurones taking part in the discrimination of taste, secondary sensory cells, moto- and interneurones were found. The excitation is forwarded by mono- or polysynaptic pathways from the receptors to the central neurones, where combining with the information arriving from other organs, the taste discriminating process results in the required change of behaviour.

Studies on the axonal pathways in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* L.

In the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* 15 neurones were identified on the basis of their pattern of activity. The running of the axonal pathways was studied with retrograde or intracellular injections of CoCl_2 . The majority of the neurones was found to be pseudounipolar, creating contact with branching axons between two or three ganglia. The inputs and outputs of the neurones were studied by electrophysiological measurements. The spontaneous activity was registered from the soma and was compared to the extracellular activity of the nerves registered with suction electrodes; on the other hand, the antidrom and orthodrom reactions evoked by stimulation of the nerves were also studied [6, 7].

The majority of the investigated axonal pathways was directed to the intestinal and right pallial nerves, though, some of the neurones sent an axon into two nerves. Axons of other neurones did not leave the ganglia (*Fig. 8*).

The identified neurones can be divided into three groups according to their functional role:

1. usual motoneurones, sometimes with integrative function;
2. sensory neurones (primary or secondary);
3. neurones having no direct peripheral outputs, and playing role in the interganglionic integrative processes.

Using simultaneous registration from two central neurones of *Lymnaea* the interneurones were not yet directly identified, however, the convergence of several excitatory and inhibitory interneurones on the giant neurones was proved according to the pattern of inputs and outputs. Especially the neurones of proposed integrative functions, sending no axons to the nerves, are provided with rich synaptic inputs.

For several pairs of neurones both the staining with CoCl_2 and the electrophysiological measurements proved the electrotonic coupling. These cells discharge synchronously and are able to effect each other's activity. Their role in the regulation of the physiological processes in *Lymnaea* has not been cleared up.

ИССЛЕДОВАНИЯ МЕХАНИЗМОВ НЕРВНОЙ ИНТЕГРАЦИИ

КАТАЛИН Ш.-РОЖА

В последние годы помимо изучения элементарных свойств нейронов на первый план были выдвинуты исследования нейронных сетей, построенных из определенного числа нейронов. По сравнению с изучением элементарных свойств нейронов, исследование нейронных ансамблей с известными регуляторными функциями представляет более сложный уровень организации и в определенной мере создает переход от клеточной нейрофизиологии к изучению интегративной деятельности и поведения.

В настоящее время в нашем Институте были разработаны специальные препараты из моллюсков, позволяющие осуществить непосредственные исследования интегративных процессов и описание реальных нейронных сетей.

Центральная организация регуляции сердца брюхоногих

Поведение нейронной сети, регулирующей работу сердца, (и в меньшей мере всей кардио-ренальной системы), было изучено на основании изменений, наступающих в центре в ответ на активацию сенсорных входов.

Эксперименты были проведены на препарате, содержащем сердце, сердечный (интестинальный) нерв и окологлоточные ганглии, приготовленном из бодрствующих виноградных улиток (*Helix pomatia*, L.) [3].

Одновременно были зарегистрированы сокращения сердца, внеклеточная активность сердечного нерва и внутриклеточная активность двух выбранных центральных нейронов (Рис. 1). Центральные нейроны были идентифицированы согласно их физиологическим характеристикам, потом клетки были покрашены ретроградным или внутриклеточным введением CoCl_2 [4]. Раздражение периферических рецепторов осуществлялось главным образом тактильным раздражителем, иногда 5-гидрокситриптамиин (5-НТ) вводился интракардиально.

В ходе исследований были идентифицированы 22 нейрона, участвующие в регуляции сердечной деятельности. Все они получали входы от сердца, но работа сердца изменялась только под влиянием некоторых из них. Нейроны, регулирующие сердечный ритм, расположены диффузно в висцеральном и правом париетальном ганглиях (Рис. 2). Нейронная сеть, идентифицированная в центральной нервной системе виноградной улитки, регулирует не только сердечную деятельность, но и целую кардио-ренальную систему [1].

Среди 22 клеток, вовлеченных в регуляцию сердечной деятельности, были определены сенсорные клетки, мотонейроны и интернейроны. Сенсорные клетки и мотонейроны были идентифицированы на основании корреляции потенциала действия сомы и одного компонента внеклеточной активности сердечного нерва, дальнейшее участие их аксонов в составе интестинального нерва было доказано внутриклеточным введением CoCl_2 [5]. Сенсорные клетки оказались биполярными с большим количеством разветвлений, мотонейроны были униполярными, а интернейроны — псевдоуниполярными, заканчивающимися в ганглии арборизациями (Рис. 3).

Реакция спонтанно активных клеток, отвечающих на тактильное и химическое раздражение сердца, выражалась в угнетении или увеличении

разряда, или же в двухфазном изменении. Торможение и возбуждение клеток в большинстве случаев осуществлялось с участием тормозных или возбуждающих постсинаптических потенциалов (ТПСП, ВПСП). Нейроны, не генерирующие постсинаптические потенциалы, являются обычно первичными сенсорными клетками. Молчащие клетки отвечают на раздражение сердца синаптическими потенциалами или генерацией потенциала действия.

Большинство клеток, связанных с регуляцией сердечной деятельности, реагировало и на тактильное, и на химическое раздражение сердца. Применяя тактильное раздражение, было установлено, что активность 9 клеток увеличилась, 12 — уменьшилась и 1 клетка показала двухфазный ответ. Химическое раздражение вызывало увеличение активности 7 клеток, угнетение активности 6 клеток и на 3 клетках наблюдалась двухфазная реакция. Часть клеток дала противоположный ответ на тактильное и химическое раздражения.

Потенциалы действия сомы клеток можно обнаружить по синхронной активности сердечного нерва в следующих случаях: RPa1, RPa5, V12, V13, V14 и V21 нейроны. Из них клетки V12 и V13 оказались тормозными мотонейронами сердца, посылающими аксоны в интестинальный нерв.

Помимо мотонейронов были идентифицированы интернейроны, которые связаны с многочисленными входами и обладают характерным типом активности, реагируя не только на информацию, приходящую от рецепторных зон сердца, но и на раздражение перикарда, почки, печени и кровеносных сосудов. Среди интернейронов клетка V21 оказалась самой типичной, являясь одновременно центральным элементом нейронной сети, регулирующей сердечную деятельность. Тип активности нейрона V21 или фазный, или тонический, находящийся в тесной взаимосвязи с работой сердца (Рис. 4). Когда клетка работает в фазном режиме, она обладает залповой активностью и эта группа потенциалов действия совпадает во времени с одиночными сокращениями сердца. Фазный разряд клетки становится тоническим в ответ на раздражение сердца, перикарда и почки (Рис. 4 А, В, С), а тонический тип активности всегда превращается снова в залповый при освещении ганглиев (Рис. 4D). Тонический тип активности клетки V21 всегда влечет за собой торможение сердечной деятельности, независимо от того, каким входом он был вызван.

Подобно клетке V21 нейрон RPa1 тоже обладает залповой или тонической активностью. Залповая активность клетки RPa1 тоже становится тонической во время раздражения сердца, но это не видоизменяет работу сердца.

Эфферентное воздействие элементов регулирующей сети было воспроизведено гипер-, или деполяризацией клеток. Согласно нашим данным деполяризация или гиперполяризация только мото- и интернейронов модулировали сердечную деятельность. Среди исследованных клеток был изучен эффект 6 мотонейронов и 3 интернейронов.

Были также выяснены типы связей и взаимоотношений центральных нейронов, регулирующих сердечную деятельность. Установлено, что клетка V21 создает синаптические связи со многими нейронами висцерального ганглия. Одни клетки получают ВПСП, а другие ТПСП от V21. На подчиненных клетке V21 нейронах постсинаптические потенциалы появились во время тонических разрядов клетки V21. На одной клетке, получающей ВПСП от нейрона V21, степень активации зависит от природы возбужденных входов

так, что раздражение почки и вены вызывает интенсивную генерацию потенциалов действия, но раздражение сердца и аорты приводит только к увеличению частоты ВПСП.

Многие клетки, в том числе и V22, получают тормозные постсинаптические потенциалы от нейрона V21. Клетка V22 обладает одной симметрично организованной партнерной клеткой. При раздражении вены и почки эти две клетки были заторможены с участием больших ТПСП, но раздражение аорты не вызывало никакой реакции (Рис. 5). Возникновение ТПСП и торможение этих двух клеток наступало тоже во время тонического разряда нейрона V21. Эти две клетки не связаны между собой, так как поляризация мембраны любой из них не вызывает изменения активности другой, но клетка V21 видоизменяет деятельность обеих одинаковым образом. Это указывает на то, что разряды этих двух клеток синхронизируются командным элементом. На другой паре клеток было обнаружено учащение ритма во время тонического типа активности клетки V21. Другие пары нейронов, организованные для симметричной работы, создают между собой электрические связи через аксоксонные синапсы (Рис. 3D).

Помимо симметрично организованных клеток были обнаружены другие пары, которые реагировали кратковременным увеличением частоты разрядов в ответ на раздражение различных участков кардио-рениальной системы, хотя их исходная активность была различной. При раздражении аорты и предсердия на обеих клетках появились залповые импульсы, вызывающие с некоторой задержкой торможение сердечной деятельности. Подобная реакция наступала при раздражении желудочка, вены, печени и почки [2].

Данные подтвердили, что различные пары нейронов передают информацию из различных участков кардио-рениальной системы к центральному звену сети, т. е. к нейрону V21, где наблюдается только униформированный ответ.

Согласно нашим данным в ганглионарной нервной системе нейронная сеть, регулирующая разные органы, организована тоже иерархическим образом. Однако это означает только функциональную иерархию без строгой морфологической последовательности. Иерархическое устройство подтверждается наличием сенсорных, моторных и промежуточных нейронов в идентифицированной нейронной популяции, а также тем фактом, что активацию входов можно проследить на разных уровнях системы.

Как показали наши исследования на уровне центральных элементов, т. е. в паттерне интернейронов уже нельзя различить источник активации входов, т. к. залповая активность нейрона V21 становится тонической при раздражении любого участка кардиорениальной системы, приводящей одновременно к торможению сердца. Однако участок активации входов достоверно различается на промежуточных звеньях системы, так как они специализированы для приема информации из различных периферических полей (аорта или вена, желудочек или предсердие). Поведение промежуточных элементов системы дает возможность деления нейронной сети на суб-системы. Было установлено, что суб-системы являются приемными станциями информации, поступающей из определенных рецепторных областей, они не создают прямой связи друг с другом, и их деятельность координируется командными элементами (интернейронами) сети. В нейронной сети, регулирующей сердечную деятельность, проведение информации происходит по параллельно организованным путям, которые, работая по очереди или в разных

комбинациях, делают более достоверной непрерывную информацию командных элементов. Обычно командные элементы (V21) осуществляют свои воздействия посредством мотонейронов (V12, V13), и эти эфферентные пути, как правило, тоже удвоены.

Нейронная сеть, регулирующая сердечную деятельность и всю кардиоренальную систему, принадлежит к сверхгарантированным, конвергирующим сетям.

Центральная и периферическая дискриминация вкуса на виноградной улитке (*Helix pomatia* L.)

Процессы, связанные с добыванием пищи, влияют решающим образом на поведение животного. В осуществлении добывания пищи важную роль играют рецепторы губной и ротовой областей. Для изучения хеморецепторов был разработан препарат, содержащий окологлоточные ганглии, ротовой орган и связывающий их нерв [8]. На этом препарате можно было изучить природу хеморецепторов губы и изменения на уровне одиночных нейронов центральной нервной системы, наступающие в ответ на раздражение хеморецепторов. В ходе экспериментов активность губного нерва регистрировалась внеклеточно, а активность центральных нейронов отводилась внутриклеточно стеклянными микроэлектродами. Возбуждающие вещества были апплицированы к ротовой области (Рис. 6).

Было установлено, что химическая чувствительность рецепторов ротовой области к разным веществам различная. KCl оказывает влияние, благодаря своим общим деполяризующим свойствам, но NaCl, глюкоза, сахара и дистиллированная вода являются специфическими раздражителями хеморецепторов [9]. Результаты исследований показали, что хемочувствительность рецепторов является специфической и дискриминация вкуса происходит уже на периферии.

Во всех; церебральных, париетальных, плевральных и висцеральных ганглиях были обнаружены нейроны, реагирующие на химическое раздражение рецепторов ротовой области. Эти нейроны получают разные входы из сенсорных областей в ответ на разные химические раздражители и их ответная реакция тоже разная. Разные реакции формируются в результате суммарных процессов. Висцеральный и париетальный ганглии удалены от ротового нерва, и здесь в реакции нейронов доминируют полисинаптические связи.

Среди нейронов одни реагировали одинаковым образом на все вещества, а другие показывали разные ответы на различные вещества (Рис. 7). Во время раздражения рецепторов ротовой области были обнаружены синаптическое возбуждение и торможение, или же изменение мембранного потенциала центральных нейронов.

Согласно нашим данным разные химические раздражители активируют разные нейронные пути и дискриминация вкуса происходит и на уровне нейронов центральной нервной системы. Среди нейронов, участвующих в дискриминации вкуса, были идентифицированы вторичные сенсорные клетки, мотонейроны и интернейроны. Возбуждение проходило через моно- и полисинаптические пути с рецепторов к центральным нейронам, где, смешиваясь с информацией, поступающей из других органов, приводило к адекватным изменениям поведения.

Изучения аксонных путей в центральной нервной системе прудовика, *Lymnaea stagnalis* L.

В изолированной центральной нервной системе *Lymnaea stagnalis* L. 15 нейронов были идентифицированы согласно типам их активности. Проекция аксонных путей этих нейронов была изучена ретроградным или внутриклеточным введением CoCl_2 .

Большинство нейронов оказалось псевдоуниполярными, создающими при помощи разветвляющихся аксонов связь между двумя, иногда тремя ганглиями. Характеристики входов и выходов нейронов были изучены электрофизиологическими измерениями. Спонтанная активность была зарегистрирована на some и сопоставлена с одной стороны с внеклеточными потенциалами нервных волокон, зарегистрированных при помощи всасывающих электродов, и с другой стороны — антидромными и ортодромными ответами, вызванными раздражением разных нервов [6, 7].

Большинство изученных аксонных путей было направлено в интестинальный и правый паралиальный нервы, но некоторые нейроны посылали аксоны в два нерва одновременно. Аксоны других нейронов не выходили из ганглиев (Рис. 8).

Идентифицированные нейроны по их физиологическим функциям разделяются на три группы:

1. простые мотонейроны, играющие иногда роль в интеграции,
2. сенсорные нейроны (первичные или вторичные),
3. нейроны, не обладающие прямыми выходами на периферию и играющие роль в интерганглионарных интегративных процессах.

В центральной нервной системе *Lymnaea stagnalis* L. одновременным отведением от пары клеток пока не удалось идентифицировать интернейроны, однако в ходе изучения паттерна входов и выходов отдельных нейронов можно было предположить, что на гигантские нейроны конвергируют многие возбуждающие и тормозные воздействия интернейронов. Синаптическими входами особенно богаты нейроны, не посылающие аксоны в исследуемые нервы и обладающие интегративными функциями.

Электрофизиологические измерения нескольких пар клеток и окрашивание с CoCl_2 подтвердили наличие электротонических связей. Установлено, что эти клетки работают синхронно и способны взаимно видоизменять друг друга, однако их роль в регуляции физиологических процессов прудовика пока не выяснена.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

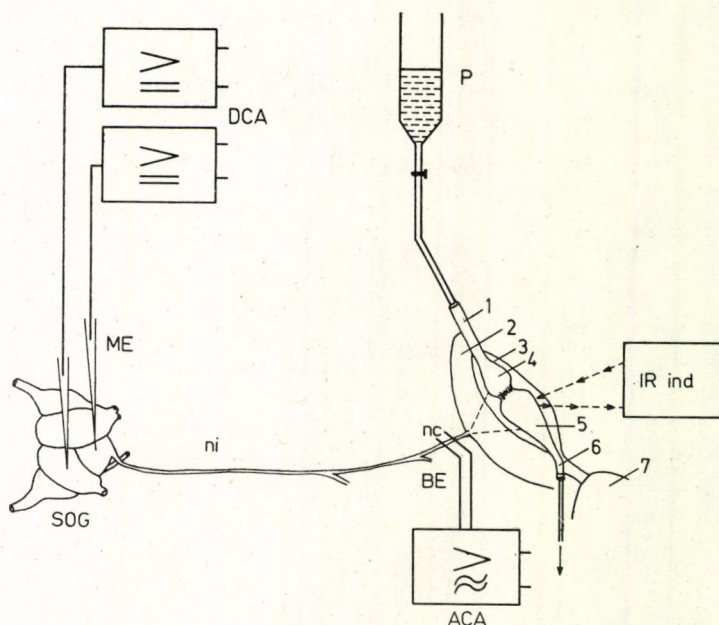
1. S.-RÓZSA, K. (1976): A szívűködést szabályozó neuronhálózat szerveződése *Helix pomatia* L. (Gastropoda) központi idegrendszerében. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **19**, 63—107.
2. S.-RÓZSA, K. (1976): Neuronal network underlying the regulation of heart beat in *Helix pomatia* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda Brain.* (Ed. J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 597—613.
3. S.-RÓZSA, K., J. SALÁNKI (1973): Single neurone responses to tactile stimulation of the heart in the snail, *Helix pomatia* L. — *J. Comp. Physiol.* **84**, 267—279.
4. S.-RÓZSA, K., J. SALÁNKI (1974): Retrograd intracellular staining and identification of Gastropoda neurones with CoCl_2 . — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **25**, 222.

5. S.-RÓZSA, K., J. SALÁNKI (1974): The role of interneuronal connections in the regulation of heart beats in the snail, *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 45—55.
6. KISS, I., J. SALÁNKI (1977): Examination of some morphological properties and axonal pathways of giant neurones in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis*. — *Comp. Biochem. Physiol.* **57A**, 107—114.
7. KISS, I., J. SALÁNKI (1976): Functional and branching characteristics of neurones identified by CoCl_2 staining in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis*. — *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda Brain* (Ed. J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 101—109.
8. SALÁNKI, J., TRUONG VAN BAY (1975): Sensory input characteristics at the chemical stimulation of the lip in the snail *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 115—128.
9. SALÁNKI, J., TRUONG VAN BAY (1976): Peripheral and central discrimination of chemoreceptor stimulation in the snail, *Helix pomatia* L. — *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda Brain* (Ed. J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 497—510.

S.-RÓZSA KATALIN

H-8237 Tihany

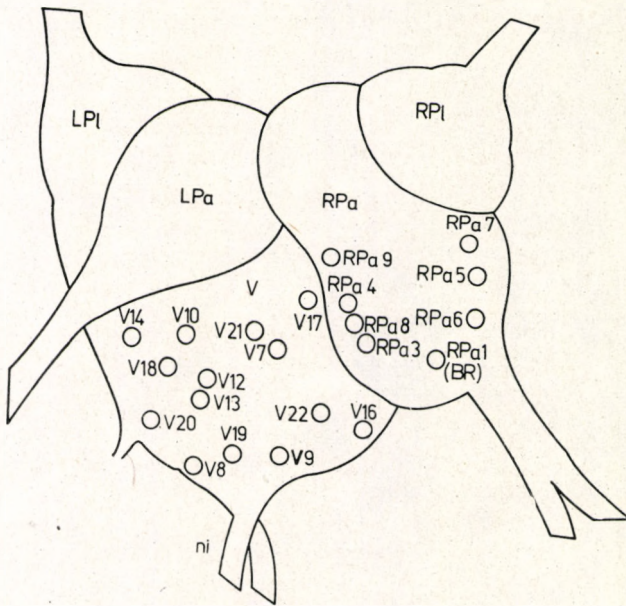
Biológia, Hungary



1. ábra. Kísérleti elrendezés a szív és központi idegrendszer kapcsolatának vizsgálatára. SOG = garat alatti ganglionok; ni = intestinalis ideg; nc = intestinalis ideg szívhez menő ága. 1 = vena pulmonalis; 2 = máj; 3 = pericardium; 4 = pitvar; 5 = kamra; 6 = aorta; 7 = vese. P = fiziológiás oldatot tartalmazó perfúziós edény; DCA, ACA = erősítők; ME = mikroelektrodák; BE = bipoláris elektróda; IR_{ind} = fotooptikus berendezés a szívkontrakciók regisztrálására

Fig. 1. The experimental arrangement for studying the connection of the heart and central nervous system. SOG = suboesophageal ganglia; ni = intestinal nerve; nc = cardiac branch of the intestinal nerve. 1 = pulmonal vein; 2 = liver; 3 = pericardium; 4 = auricle; 5 = ventricle; 6 = aorta; 7 = kidney. P = perfusion chamber with physiological solution; DCA, ACA = amplifiers; ME = microelectrodes; BE = bipolar electrodes; IR_{ind} = photoelectric arrangement for the registration of heart contractions

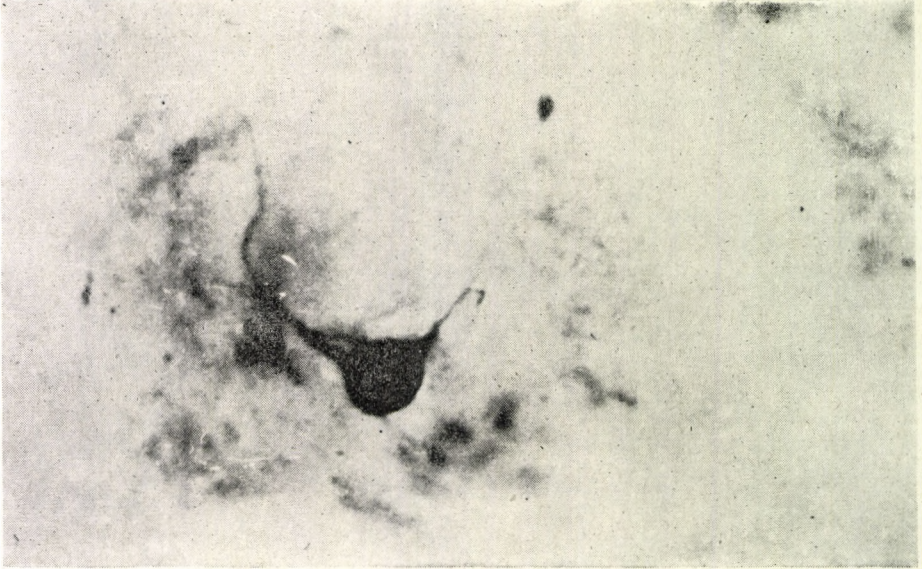
Рис. 1. Экспериментальные условия для изучения связи сердца и центральной нервной системы. SOG — подглоточные ганглии; ni — интестинальный нерв; nc — сердечная ветвь интестинального нерва. 1 — легочная вена; 2 — печень; 3 — перикард; 4 — предсердие; 5 — желудочек; 6 — аорта; 7 — почки. P — сосуд для перфузии сердца, содержащий физиологический раствор; DCA, ACA — усилители; ME — микроэлектроды; BE — биполярные электроды; IR_{ind} — фотооптическое устройство для регистрации контрактуры сердца



2. ábra. *Helix pomatia* szív működésének szabályozását ellátó neuronok elhelyezkedése a központi idegrendszerben. A ganglionok elnevezésének rövidítése: *V* — viscerális ganglion; *LPa* — bal parietális ganglion; *RPa* — jobb parietális ganglion; *LPl* — bal palliális ganglion; *RPl* — jobb palliális ganglion

Fig. 2. Localization of neurones taking part in the regulation of heart activity in the central nervous system of *Helix pomatia* L. The abbreviation of the name of ganglia: *V* — visceral ganglion; *LPa* — left parietal ganglion; *RPa* — right parietal ganglion; *LPl* — left pallial ganglion; *RPl* — right pallial ganglion

Рис. 2. Расположение клеток в центральной нервной системе виноградной улитки, участвующих в регуляции сердца. Сокращенные названия ганглиев: *V* — висцеральный ганглий; *LPa* — левый париеальный ганглий; *RPa* — правый париеальный ганглий; *LPl* — левый паллиальный ганглий; *RPl* — правый паллиальный ганглий

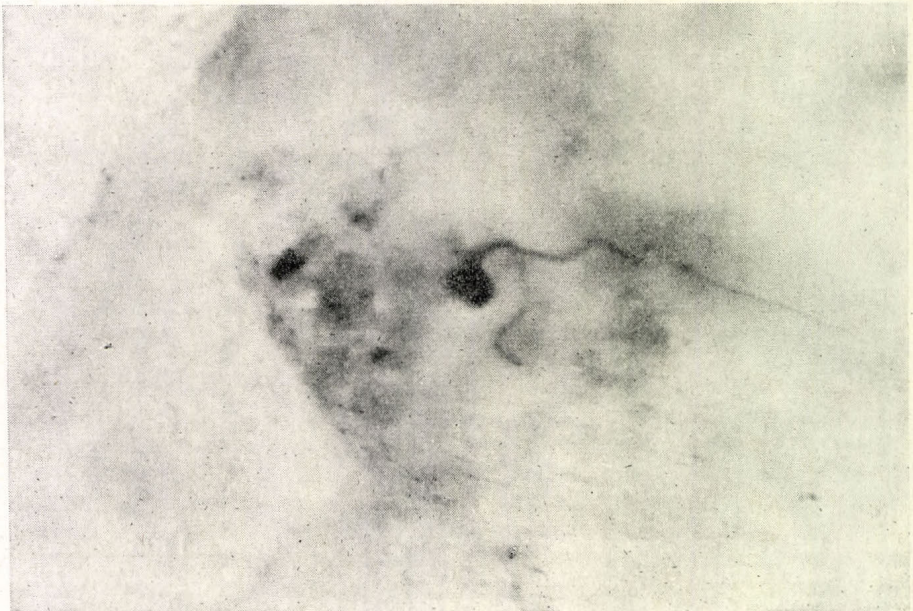


A

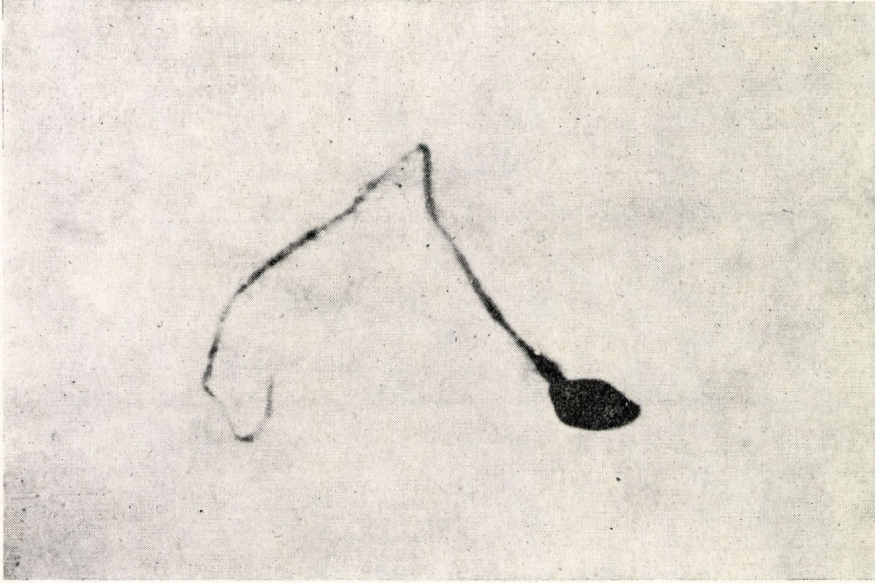
3. ábra. Szenzoros (A), motoros (B) és interneuron (C) alakja és helyzete, valamint egy elektromosan, axo-axonálisan kapcsolt sejtpáros (D) a soma CoCl_2 -vel történt feltöltés után

Fig. 3. Shape and localization of sensory (A), moto-, (B) and interneurons (C), as well as electrically coupled pair of cells (D) through an axo-axonal synapse after intracellular injection of CoCl_2

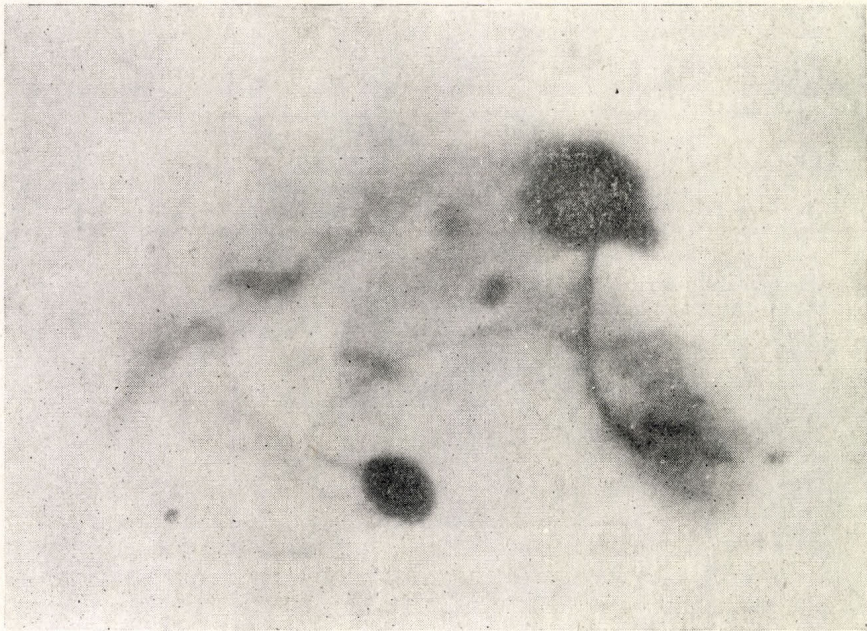
Рис. 3. Расположение и вид сенсорной клетки (A), мотонейрона (B), интернейрона (C) и электрически связанной через аксо-аксонный синапс пары клеток (D) после введения в сому CoCl_2



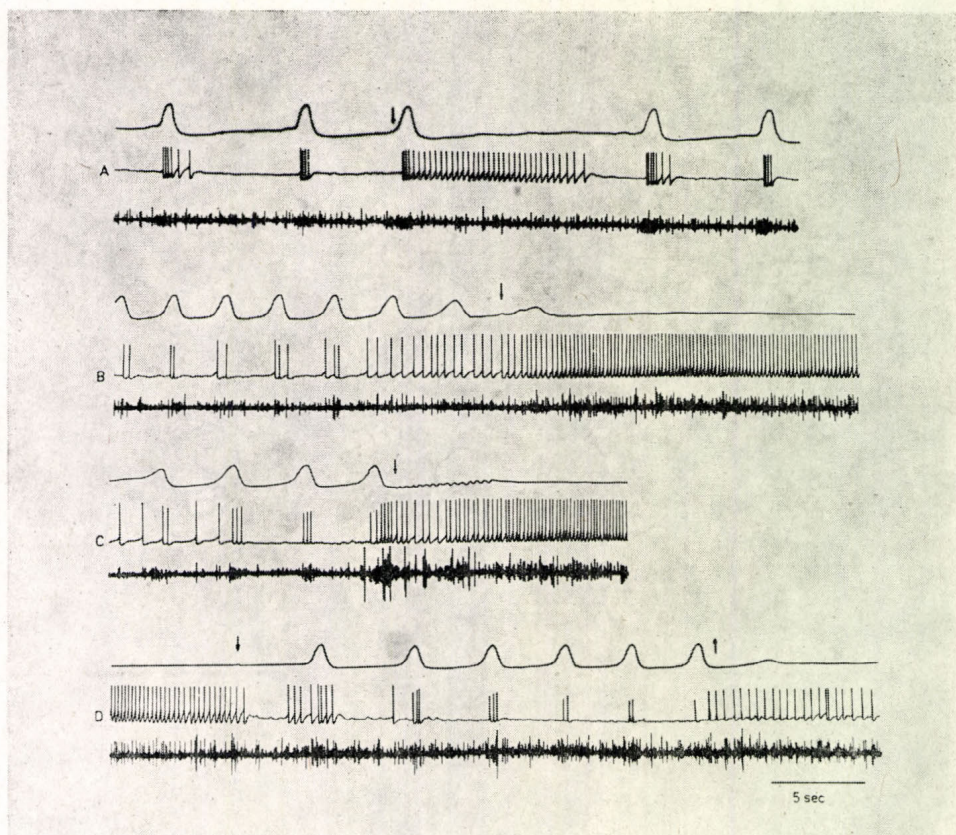
B



c



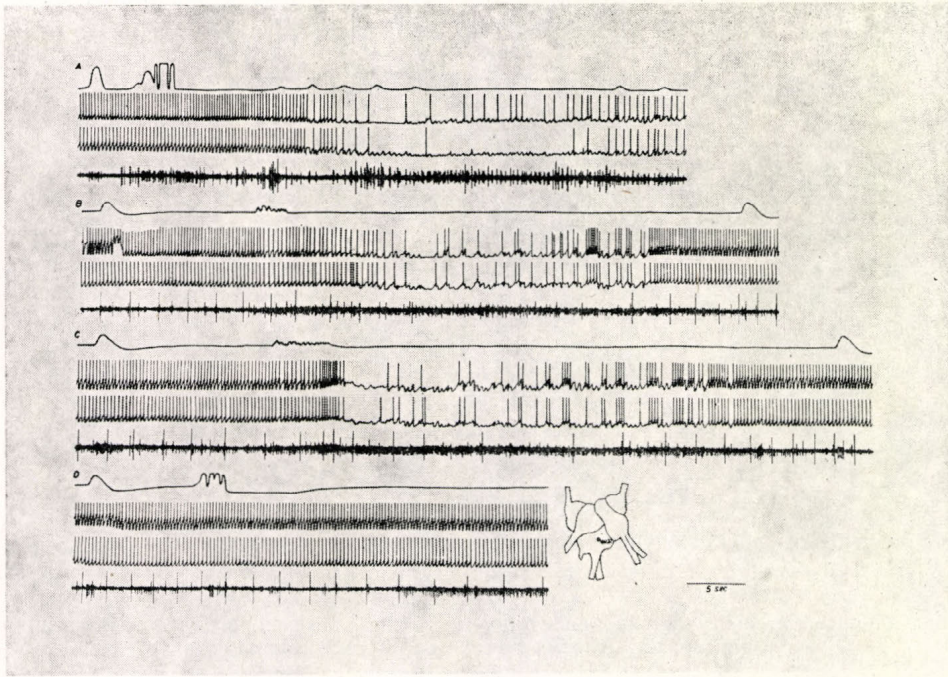
d



4. ábra. A V21 sejt fázisos és tónusos működése a szív ingerlése nélkül, majd a pericardiális rendszer különböző elemeinek ingerlésekor. A — a szív; B — a pericardium; C — a vese ingerlése. D — a fény hatása a V21 sejt aktivitási mintázatára. ↓ — hatás kezdete; ↑ — hatás vége

Fig. 4. Firing of cell V21 in the absence of heart stimulation, then the stimulation of various parts of the cardio-renal system. Stimulation of the heart (A), pericardium (B), kidney (C). D — effect of the illumination on the activity of neuron V21. ↓ — the beginning and ↑ — the end of stimulation

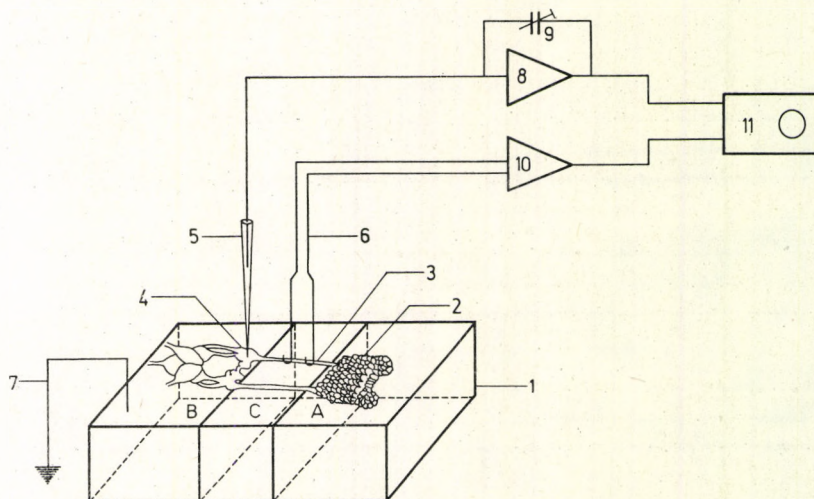
Рис. 4. Активность клетки V21 в отсутствии раздражения сердца, затем во время раздражения разных участков кардио-рениальной системы. Раздражение сердца (A), перикарда (B) и почки (C). D — влияние освещения ганглиев на активность клетки V21. ↓ — начало воздействия, ↑ — окончание воздействия



5. ábra. A V22 sejt, valamint sejt párjának aktivitása. A — a szív; B — a vese és C — a véna ingerlése mindkét sejten nagy GPSP-k megjelenéséhez vezet. Az aorta (D) ingerlése hatástalan

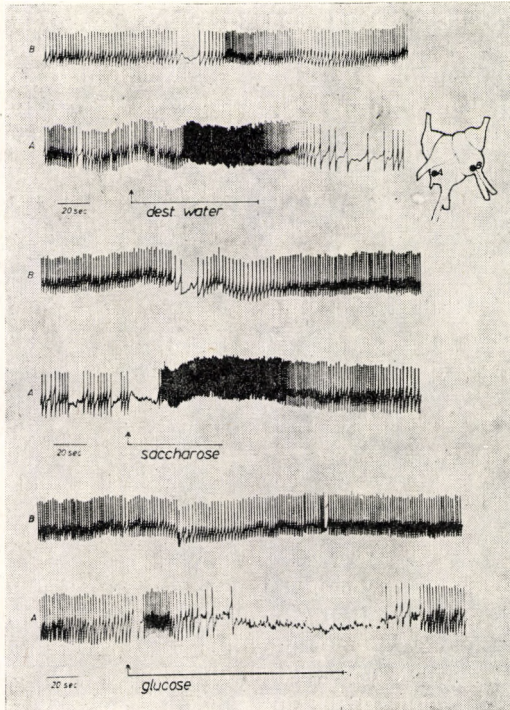
Fig. 5. The activity of cell V22 and that of the symmetrical pair of this neurone. The stimulation of the heart (A), kidney (B) and vein (C) lead to the generation of large IPSP-s on both cells. The stimulation of the aorta (D) was ineffective

Рис. 5. Активность клетки V22 и её партнерной клетки. Раздражение сердца (A), почки (B) и вены (C) приводит к появлению больших ТПСР на обеих клетках. Раздражения аорты (D) не вызывает ответа



6. ábra. *Helix pomatia* agy-szájszerv preparátum az íz-megkülönböztetés vizsgálatára
 Fig. 6. Brain-mouth preparation for studying the discrimination of the taste on *Helix pomatia* L.

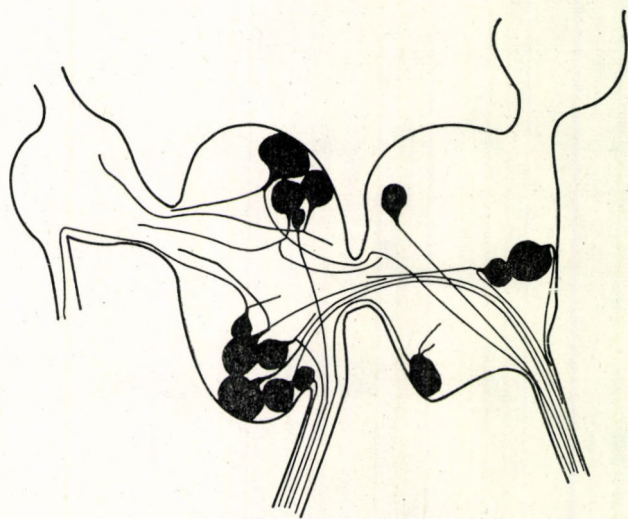
Рис. 6. Препарат, содержащий окологлоточные ганглии, ротовой орган и связывающий их нерв, виноградной улитки для изучения дискриминации вкуса



7. ábra. Két neuron aktivitásának változása az ajak receptorok desztillált vízzel, szacharózzal és glukózzal történő ingerlésekor. A vizsgált neuronok elhelyezkedését a központi idegrendszerben a vázlat mutatja

Fig. 7. Changes in the activity of two neurones upon the application of distilled water, saccharose and glucose on the receptors of the mouth. The localization of the investigated neurones in the central nervous system is shown on the scheme

Рис. 7. Изменения активности двух нейронов во время раздражения рецепторов ротовой области при помощи дистиллированной воды, сахарозы и глюкозы. Расположение исследуемых нейронов в центральной нервной системе указано на схеме



8. ábra. Identifikált óriásneuronok axonpályáinak vázlata *Lymnaea stagnalis* viscerális és jobb parietális ganglionjaiban

Fig. 8. Scheme of the axonal pathways of the identified giant neurones in the visceral and right parietal ganglia of *Lymnaea stagnalis* L.

Рис. 8. Схема аксонных путей идентифицированных гигантских нейронов в висцеральном и правом париеальном ганглиях прудовика

KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK HATÁSA A TAVI KAGYLÓ ENDOGÉN RITMUSÁRA

SALÁNKI JÁNOS

A kagylók mint viszonylag nagyméretű és tömegű szűrőszervezetek, fontos tagjai a vízi ökoszisztémának, és működésük jelentős a víztisztítás szempontjából. Élettani sajátosságaik szoros összefüggésben vannak a záróizmok és a sarokpánt funkciójával, ami a héjak zárása és nyitása, illetve a ritmikus héjmozgás biztosítása. Vizsgálataink igazolták, hogy a ritmus központilag szabályozott, endogén fermészetű, minthogy a héjzárást és nyitást vezérlő központi idegaktivitási mintázat generálása izolált ganglionokban is végbe megy [11]. Ugyancsak központilag szabályozott — feltehetően a szerotoninerg és catecholaminerg rendszer révén — az aktivitás periodicitása, ami több órás (néha több napos) aktivitási és ugyancsak több órás nyugalmi periódusok rendszeres ismétlődéséből áll [7]. Az állat anyagcseréje, de a víztisztítás is arányos az aktivitás időtartamával, minthogy a vízszűrés, s így a táplálkozás és O_2 felvétel is szünetel a nyugalmi periódusban, amikor a kagylóhéjak szorosan zártak [9]. Ezért minden tényező, ami a periodikus aktivitást befolyásolja, hatással van nemcsak a kagylók fejlődésére, de azok filtrációs, víztisztító működésére és a vízi ökoszisztémára is.

A ritmikus és periodikus aktivitás központi meghatározottsága nem jelenti a szabályozó rendszer külső hatásoktól való teljes függetlenségét. Részben laboratóriumi, részben természetes viszonyok között tartott állatok aktivitását heteken, hónapokon át folyamatosan regisztrálva elemezni tudtuk a napszakosság, az oxigén-ellátottság, a hőmérséklet valamint különböző ionok és vegyületek hatását a kagylók élettevékenységére, és következtetéseket vonhattunk le az aktivitás-szabályozás lehetséges útjaira is.

Az aktivitásregisztrálás elve az, hogy a két kagylóhéj egymáshoz viszonyított állapotát, illetve annak megváltozását kiíró rendszer segítségével felrajzoljuk, lassú papírsebesség mellett. Egyik eljárásunk szerint [6] az egyik héj rögzítve van, s a másik héj elmozdulása mechanikus rendszerű kiíró működtet. A másik eljárás [16] induktív attenuátor elv alapján, szabadon mozgó állat héjmozgását elektronikus egység körbeiktatásával rajzolja fel. A regisztrátumokból mindkét esetben leolvasható a héjak zárt vagy nyitott állapota, ami a nyugalomra, illetve aktivitásra jellemző, és leolvasható az aktív periódusban a gyors, ritmikus kontrakciók száma (1. ábra).

Napszakos ritmus

Az állatok viselkedésének napszakos változása általánosan ismert, s gyakori, hogy a napszakosság konstans körülmények között is fennmarad hosszabb-rövidebb ideig [15]. Szabadon mozgó Anodonta aktivitásának több hetes folyamatos regisztrálásával bizonyos napszakosságot sikerült kimutatni az állat élettevékenységében (2. ábra). Kiderült, hogy az állatok aktivitása az éjszakai órákban fokozott a nappalhoz képest, azonban ez a megoszlás csak statisztikus [14], minthogy aktív periódusok nappal is előfordulnak, és nyugalom is gyakran regisztrálható éjszaka. Az aktivitás napszakos ingadozása valószínűleg a fényhatással függ össze, amint ezt *Pecten* esetében közvetlen laboratóriumi kísérletekben is demonstráltuk [4]. A megvilágítottság szerepe közvetlen is lehet, nevezetesen a víz oxigéntelítettségének fotoszintézistől függő napszakos ingadozása is befolyásolhatja a kagylóaktivitást, de mint szabályozó tényező, ugyanígy szóba jöhet a víz napszakos hőmérsékletingadozása is.

Oxigénhiány hatása

Elégtelen oxigénellátottság jelentősen befolyásolja a kagylók aktivitását [3, 5]. Megváltozik a periodicitás jellege: az aktivitási szakaszok jelentősen megrövidülnek, míg a nyugalmi periódusok gyakoribbá válnak és meghosszabbodnak (3. ábra). Az állatok hetekig elviselik az oxigénhiányos környezetet, aktivitásuk azonban a kontroll $1/4-1/5$ -ére redukálódik, sőt néha napokig tartó nyugalom jellemzi az állatot, ha oxigéntől elzárva tartjuk. Oxigéndús víz adásakor a tartós nyugalomban levő kagyló korábbi aktivitási mintázata igen gyorsan helyreállítódik, ami bizonyítja, hogy az állat életfontos szervei az oxigénhiány alatt nem károsodtak.

Hőmérsékletváltozás hatása

Amikor őszi periódusban, a Balaton fokozatos lehülése idején vizsgáltuk a tóba helyezett kagylók működését, már tapasztaltuk a hőmérséklet aktivitást befolyásoló hatását: a víz 20 °C-ról 11 °C-ra történt lehülése során az aktivitás összidőtartalma a napi 18 órától 11 órára csökkent [14]. Laboratóriumi kísérletekben azt találtuk, hogy a vízhőmérséklet gyors megváltoztatása — akár melegítés, akár hűtés — átmenetileg megnöveli a ritmikus működés frekvenciáját [10]. Fokozatos, lassú hőmérsékletváltozás esetén a hűtés a ritmikus héjmozgás frekvenciájának csökkenését, a víz melegítése pedig annak növelését eredményezi. Ugyanakkor az aktív periódusok időtartama meghosszabbodott, ha a vizet 24 óra alatt 20 °C-ról 5 °C-ra hűtöttük. Hasonló sebességű és mértékű hőmérsékletemelés az aktív periódusok időtartamát csökkentette [10]. Ezeket a hatásokat 5–20 °C közötti tartományban figyeltük meg, 2–4 °C közötti hőmérsékleten az állatok az idő nagy részében zárt állapotban vannak [8] (4. ábra).

Nehézfémek hatása

Jellegzetes, az O_2 hiányra emlékeztető hatás lép fel a kagylók aktivitás mintázatában egyes nehézfémek, így higany- és kadmiumtartalmú vegyületek vízbe adásakor. 10^{-6} g/ml Hg szignifikánsan csökkenti az aktív periódusok

időtartamát már az anyag vízbe adásától kezdve, mely hatás időben elmélyül, ami valószínűleg Hg akkumulációval függ össze [2, 5]. A hatás SH-csoportok blokkolásával és oxido-redukciós enzimek károsításával lehet kapcsolatos, minthogy az aktivitás gátlása kivédhető SH-tartalmú vegyület (cystein) adásával [2]. Nem minden nehézfém só gátolja az aktivitást, így a Zn és a Pb sói 10^{-3} g/ml koncentrációban is hatástalannak bizonyultak akut kísérletben [12]. Lehetséges, hogy tartós alkalmazásuk és akkumulációjuk esetén ezek is befolyásolják a kagylók filtrációs működését.

Peszticidek és más növényvédőszer hatása

A kagylók aktivitásának oxigénhiányra és egyes nehézfém sók adására bekövetkező változása felvetette annak lehetőségét, hogy ezek az állatok tesztobjektumként alkalmazhatók vízszennyeződések biológiai hatásának megítélésében [5]. Ebben az aspektusban vizsgáltuk néhány növényvédőszer befolyását is az aktivitásra. Azt találtuk, hogy a szerves foszforsavszármazék inszekticidek közül a phorate hatóanyagú Thimet $8 \cdot 10^{-4}$ g/l-es koncentrációban eredményezi az aktív periódusok 50%-os megrövidülését (5. ábra), ugyanakkor a foszphamidon hatóanyagú Dimecron-50 alig befolyásolja az aktivitást 10^{-1} g/l-es koncentráció alatti töménységben.

A lindán tartalmú Hungaria L-7 inszekticid 4×10^{-4} g/l-es koncentrációban, a paraquate hatóanyagú Gramoxon herbicid pedig 10^{-3} g/l töménységben okoz akut kísérletben 50%-os aktivitásgátlást [13]. Ezek a hatásosnak bizonyult koncentrációk igen magasak, aligha fordulhatnak elő élővizekben. Ezért az a megállapítás tűnik jogosnak, hogy egyes méreganyagokhoz a kagylók érzékenységi küszöbe magas, ami nagyfokú tűrőképességre utal. Ez esetben is felmerül azonban az a kérdés, hogy vajon tartós, több hetes vagy hónapos behatás esetén, akár subtoxikus effektusok kumulálódása, akár az anyagok akkumulációja nem vezet-e a kagylók élettani működésének, így a szűrőtevékenységnek a gátlásához is.

A környezeti tényezők aktivitásra való hatásának mechanizmusa

A víz közvetítésével érkező behatások perifériás receptorokkal, egyes effektor szervekkel vagy közvetlenül a központi szabályozó rendszerrel juthatnak kapcsolatba, s ezek közreműködésével válthatják ki az állat viselkedésének megváltozását. Eredményeink arra utalnak, hogy elsődlegesen a légzőrendszer az, melynek károsítása az aktivitás csökkenéséhez vezet. Mind a közvetlen oxigénhiány, mind a nehézfém sók és a hőmérsékletváltozás is befolyással vannak a külső gázcserére vagy a szövetlégzés enzimjeire. A kiváltott reakció, az aktivitáscsökkenés csökkenti az állat energiaigényét, ily módon adequát válasznak tekinthető az oxigénellátottság romlására. A kagylók téli időszakban észlelt tartós nyugalmi állapota ugyancsak azt mutatja, hogy a héjak összezárása a kedvezőtlen feltételekhez való alkalmazkodás módja. Vizsgálataink során tartós oxigénhiányban, valamint egyes, aktivitáscsökkenést előidéző kémiai anyagok hatására az idegrendszerben is változásokat mutattunk ki, nevezetesen, csökkent a paraldehyd-fuchsin pozitív anyag mennyisége [1]. Ez az anyag ultrastrukturálisan sajátos, lipidtartalmú, intraneuronális képződ-

ménynek bizonyult, és lebomlása összefüggésben lehet az anoxiás körülményekkel [19]. Vizsgálataink annak lehetőségét is felvetették, hogy ezen anyagnak szerepe lehet anoxia alatt az idegrendszer működőképességének fenntartásában [17, 18]. Másrészt a monoaminmetabolizmus az, amin keresztül a központi szabályozás mechanizmusának befolyásolása megvalósulhat. (Erre vonatkozó eredményeinket külön fejezetben adjuk közre; 61—75 oldal).

A peszticidek és más növényvédőszer, továbbá toxikus anyagok eltérő specifikus mechanizmusokat károsíthatnak, de végső soron ugyancsak az aktivitásszabályozást ellátó rendszer működését befolyásolják. Jellegzetes, hogy kagylónál a héjak állapotának regisztrálásával az egész állat életműködéséről képet kaphatunk, s ezt mint módszert is igen előnyösnek tartjuk különböző anyagok hatásának vizsgálatában.

Eredményeink alapján a kagylókat több szempontból is fontosnak ítéljük a vízi ökoszisztémák tanulmányozásában. Egyrészt a kagylók indikátor-szervezetként alkalmazhatók egyes szubletális, de életfolyamatokat károsító hatások kimutatására. Másrészt, a különböző vízben oldott anyagok felvétele, akkumulációja révén a károsító hatásokat csökkenthetik, bár elpusztulásukkor az akkumulált anyagok ismét a vízbe juthatnak. Továbbá, bizonyos anyagokhoz való nagyfokú tűrőképességük miatt részesei maradhatnak erősen szennyezett vizek élővilágának, víztisztító működésük révén hozzájárulhatnak azok öntisztulásához, és esetleg felhasználhatók elszennyeződött vizek biológiai helyreállításában is.

EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTORS ON THE ENDOGENOUS RHYTHM OF THE FRESH WATER MUSSEL (*Anodonta cygnea* L.)

JÁNOS SALÁNKI

Mussels as filter feeding organisms of comparatively large size occurring in a considerable number in waters are important members of the ecosystem since their filtering activity is significant in the cleaning of water. Their physiological properties are in close correlation with the function of the adductor muscles and the ligament, assuring the opening and closing of the shells, resulting thereby in the rhythmic movements of valves. The central regulation of the rhythm and its endogenous nature was proved by showing that the generation of the central neuronal pattern regulating the opening and closing of the shells is present in the isolated ganglia, too [11]. The periodicity of the activity comprising the systematic alteration of active and rest periods, both lasting for several hours or even days, was found to be also centrally regulated, possibly through serotonergic and catecholaminergic systems [7]. The metabolism of the animals and the rate of water cleaning are proportional to the time of the activity, since filtering, feeding and the uptake of O₂ cease at rest, i.e. when the shells are tightly closed [9]. For this very reason, all the factors disturbing periodical activity, simultaneously affect not only the metabolism of the mussels, but also their filtering and water cleaning ability, and consequently the life of the whole ecosystem is influenced.

The centrally determined character of the rhythmic and periodic activity does not mean a complete independence of the regulatory system from the environmental factors. The continuous registration of the activity of the animals during several weeks or months both under laboratory and natural conditions gave the possibility to analyze the daily distribution of activity, the effects of O₂ supply, temperature, different ions and substances on the life processes of mussels. In considering these we could draw some conclusions about the possible ways of the regulation of periodicity. The method of registration of the activity is based upon the recording of the relative position of the two shells and its changes on a slowly turning actograph. According to our first method [6] one of the shells of the mussel is fixed, while the movement of the other is transferred directly to the mechanical writing equipment. By the aid of the second method [16] the movements of the shells of a free moving animal are registered using an oscillator system with an electronic device. On the curves the open or closed state of the shells, representing activity or rest of the animal can be determined, and in the active periods the number of the fast, rhythmic contractions can also be counted (*Fig. 1*).

Daily rhythmicity

Daily changes are generally known in the behaviour of the animals and very often a daily rhythm can be maintained for shorter or longer periods even in constant conditions [15]. Registering for several weeks the activity of free-moving *Anodonta* revealed some daily rhythmicity in the life processes of the animal (*Fig. 2*). It was found that the activity of the animals was higher at night than in day-time. However, this distribution was ascertained only by statistical methods, since active periods appeared also in the day-time and rest was often observed at night [14]. The daily fluctuation of activity depends in all probability on the effect of the light as it was proved for *Pecten* in direct laboratory experiments [4]. The role of the light might be indirect too, since the saturation of the water with O₂ depending on daily oscillations of the photosynthesis can also affect the activity of the mussels, and as a regulatory factor, the daily changes in the temperature of the water must also be taken into account.

Effect of oxygen

Insufficient supply of O₂ significantly influenced the activity of the mussels [3, 5]. The character of periodicity changed: the active periods shortened, while the rest periods became prolonged and appeared more frequently (*Fig. 3*). The animals tolerated a shortage of oxygen for weeks, simultaneously, their activity decreased to $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ part of the control value, and sometimes in the absence of oxygen they showed rest periods for several days. Adding fresh water saturated with oxygen, the active, filtering behaviour was restored immediately proving, that the vital organs of the animals were not damaged even during a prolonged period of lacking oxygen.

Effect of changes in temperature

Studying the activity of the mussels placed into Lake Balaton in autumn, during a gradual cooling of the water, the effect of the temperature was recorded: in the course of the decrease of water temperature from 20 °C to 11 °C the time of the total activity per day decreased from 18 hours to 11 hours [14]. Laboratory experiments showed that rapid changes in water temperature, either cooling or warming, caused a transient increase in the frequency of the rhythmic activity [10]. In the case of gradual changes in the temperature, cooling led to a decrease in the frequency of the rhythmic movements of the shells, while warming caused an increase in it. At the same time, the duration of the active periods became prolonged, when the water was cooled from 20 °C to 5 °C within 24 hours. Increase in the temperature with the same value and rate decreased the duration of the active periods [10]. The above effects were observed within the range of 5—20 °C, while at temperature 2—4 °C animals were mainly closed [8] (*Fig. 4*).

Effect of heavy metals

A characteristic effect, similar to the one observed in the lack of oxygen, was observed in the pattern of the activity of mussels when heavy metals, namely mercury or cadmium salts were added to the water. Mercury at a concentration of 10^{-6} g/ml significantly decreased the duration of active periods immediately after adding it to the water, then its effect became even more intensive, probably due to its accumulation [2, 5]. Its effect may be related to the blocking of the SH-groups and to the damage of the enzymes of oxidation-reduction reactions, because the inhibition of the activity could be eliminated by adding substances having SH-groups in their structures (e.g. cysteine) [2]. Not every heavy metal salts were able to cause inhibition in the activity, thus Zn and Pb salts proved to be ineffective in laboratory experiments even at a concentration of 10^{-3} g/ml [12]. Probably in long-lasting application and accumulation these latter salts would also influence the filtering of the mussels.

Effects of pesticides and other plant-protecting agents

The changes observed as an answer to the application of salts of heavy metals or to the lack of oxygen suggested the possibility to use these animals as test-object in the analysis of the biological effects of water pollutants [5]. In this regard the effect of various plant-protecting agents was studied on the activity. It was found that the insecticide thimet (its active compound is phorate, a phosphoric acid ester derivative) at a concentration of 8×10^{-4} g/l decreased the duration of the active periods by 50 per cent (*Fig. 5*), while dimecron-50 (containing phosphamidon as acting compound) was ineffective at concentrations lower than 10^{-1} g/l. The insecticide Hungaria L—7, containing lindan, at a concentration of 4×10^{-4} g/l and the herbicide Gramoxon (paraquate) at a concentration of 10^{-3} g/l caused 50% inhibition of the activity in laboratory experiments [13]. The effective concentrations of these

substances were found to be too high as to occur in natural waters. For this reason it was established that the threshold of the sensitivity and the tolerance of the mussels to various poisonous drugs are high. However, in this case the question also arises, whether or not a long-term effect of several weeks or months could influence physiological processes, e.g. filtering activity of the mussels, due to the summation of the effects or the accumulation of the drugs.

Mechanism of the effect of environmental factors on the activity

The substances solved in water come in contact with the peripheral receptors through various effector organs or directly through the central regulatory system, and by influencing the function of these structures they evoke the modification of the behaviour of the animal. Our results showed that first of all a damage of the respiratory system leads to the decrease of the animal's activity. The external respiration or the enzymes of the tissue respiration were effected by the absence of oxygen, salts of heavy metals and by changes in temperature. Since the evoked reaction, the decrease in activity, led to a fall in energy utilization it can be regarded as an adequate answer to the shortage of the oxygen supply. The long-lasting rest of the mussels occurring in winter also shows that the closing of the shells is the mode of accommodation to unfavourable conditions. In the course of our experiments, under the influence of a prolonged oxygen shortage and in the presence of certain chemical substances depressing activity, we discovered morphological changes in the nervous system, namely the quantity of paraldehyde-fuchsin positive matter decreased [1]. Electron-microscopically this substance proved to be a specific lipid-like intraneuronal structure (so-called cytosom) the disintegration of which may be in connection with axonic conditions [19]. The investigations raised also the possibility that this substance might play a role in maintaining the functions of the nervous system during axonia [17, 18]. On the other hand it is the metabolism of the monoamines through which the effects on the central regulatory mechanism can be realized. (Regarding this latter, our results are summarized elsewhere: pp. 61—75.)

Pesticides, other plant-protecting agents and toxic substances can damage various specific mechanisms, but ultimately they influence the function of the system involved in the regulation of the activity. As far as the mussels are concerned by registering the position of the shells we get information about the life processes of the animal as a whole independently from the agents resulting in the change of living processes, consequently, this method can be very useful for studying the effect of various drugs on mussels.

On the basis of our results mussels can be regarded very important animals in studying the pollution of water ecosystems. First, the mussels can be used as indicator organisms for detecting sublethal effects which, however, damage life processes. On the other hand, mussels can decrease the toxic effect of substances solved in water through uptake and accumulation, although these substances, may again be transmitted back to water following the death of the animals. Furthermore, mussels, showing high tolerance to several substances, may survive in rather polluted waters, can contribute to water cleaning and they may even be used for the biological restoration of polluted waters.

ВОЗДЕЙСТВИЯ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА ЭНДОГЕННЫЙ РИТМ БЕЗЗУБКИ (*ANODONTA CYGNEA* L.)

ЯНОШ ШАЛАНКИ

Беззубки, как фильтрующие организмы относительно большого размера и массы, являются важным членом водной экосистемы, и их деятельность имеет существенное значение с точки зрения очистки воды. Их физиологические особенности находятся в тесной связи с функцией запирательных мышц и лигаментов, обеспечивающих закрытие и открытие створок, или же ритмические движения створок.

Полученные нами данные подтвердили, что ритм центрально регулируем, эндогенной природы, так как генерация центрального паттерна нервной активности, управляющая открытием и закрытием створок, происходит и в изолированных ганглиях [11]. Периодичность активности, которая состоит из систематических повторений периодов активности и покоя, продолжающихся от нескольких часов до нескольких дней, также центрально регулируется — по всей вероятности серотонинергическими и катехоламинергическими системами [7]. Обмен веществ животного, и, следовательно, очищение воды пропорциональны времени активности, так как фильтрация воды, а таким образом питание и поглощение кислорода прекращаются в период покоя, когда створки беззубки тесно сжаты [9]. По этой причине все факторы, которые влияют на периодическую активность, влияют не только на развитие беззубок, но изменяют их способность к фильтрации и очищению воды, т. е. влияют на экосистему в целом.

Центральная детерминированность ритмической и периодической активности не означает полную независимость регуляторной системы от внешних факторов. Непрерывная регистрация активности животных в лабораторных и естественных условиях в течение нескольких недель и месяцев дала возможность проанализировать влияние суточных изменений, снабжения кислородом, температуры, разных ионов и веществ на жизнедеятельность беззубок, и можно было делать выводы о возможных путях регуляции активности.

Принцип регистрации активности беззубки заключается в том, что при помощи актографа при медленном движении бумаги регистрируется относительное положение двух створок, вернее изменения в их состоянии. Согласно первому нашему методу [6] одна створка беззубки жестко прикреплена, а движение второй створки приводит в действие механический пишущий прибор. Другим методом [16] регистрируется положение створок свободно движущихся животных при помощи соответствующих электронных устройств. На основании сопоставления кривых в обоих случаях можно судить о закрытом или открытом состоянии створок, указывающих на активность или покой, а также можно подсчитать число быстрых, ритмических контрактур во время периодов активности (*Рис. 1*).

Суточный ритм

Суточные изменения в поведении животных общеизвестны, и часто эти суточные ритмы сохраняются и при постоянных условиях в течение некоторого времени [15]. При непрерывной регистрации активности свободно

движущейся беззубки была обнаружена некоторая суточная периодичность в жизнедеятельности животного (Рис. 2). Было выяснено, что активность животных ночью увеличивается по сравнению с дневной активностью, но это разделение является только статистическим, т. к. активные периоды наступают и днем, и наоборот, ночью также наблюдается покой [14]. Суточное колебание активности по всей вероятности связано с воздействием света, как это было доказано в лабораторных условиях для *Pecten* [4]. Влияние света может быть и косвенным, т. к. суточное колебание насыщенности воды кислородом, зависящее от фотосинтеза, тоже может влиять на активность беззубки, кроме того может иметь значение, как регулирующий фактор, суточное колебание температуры воды.

Влияние недостатка кислорода

Недостаток в снабжении кислородом существенно влияет на активность беззубок [3, 5]. Изменяется характер периодичности: периоды активности значительно укорачиваются, а периоды покоя становятся более длительными и частыми (Рис. 3). Животные способны перенести кислородную недостаточность в течение нескольких недель, однако их активность снижается на 1/4 — 1/5 контрольного значения, или же наступает период покоя, продолжающийся несколько дней в бескислородной среде. При подаче воды, обогащенной кислородом, исходная активность беззубок, находившихся в продолжительном покое, восстанавливается быстро, что указывает на то, что жизненно-важные органы животного в период кислородной недостаточности не нарушались.

Влияние изменения температуры

Осенью при охлаждении воды озера Балатон при изучении деятельности беззубок, находящихся в озере, было отмечено влияние температуры на их активность: при снижении температуры воды от $+20^{\circ}\text{C}$ до $+11^{\circ}\text{C}$ средняя длительность активности беззубок снижалась с 18 часов до 11 часов [14]. В лабораторных условиях быстрое изменение температуры воды — независимо от её повышения или понижения — привело и временному увеличению частоты ритмической активности [10]. При постепенном, медленном изменении температуры, охлаждение вызывало понижение частоты ритмических движений створок, а нагревание воды — увеличение частоты последних. В то же время, продолжительность активных периодов увеличивалась, если вода за 24 часа охлаждалась с $+20^{\circ}\text{C}$ до $+5^{\circ}\text{C}$. Увеличение температуры воды с такой же скоростью и интенсивностью привело к снижению времени активных периодов [10]. Выше изложенные изменения были зарегистрированы при температуре в пределах от $+5^{\circ}\text{C}$ до $+20^{\circ}\text{C}$, а при температуре $+2^{\circ}\text{C}$ — $+4^{\circ}\text{C}$ животные в большей части находились в закрытом состоянии [8] (Рис. 4.).

Влияние тяжелых металлов

Характерный, напоминающий влияние недостатка кислорода, эффект регистрировался при изучении активности беззубок после применения тяжелых металлов, таких как ртуть и кадмий. Ртуть в концентрации 10^{-6} г/мл

достоверно снижает продолжительность активных периодов, начиная с момента добавления к воде, затем её эффект действия углубляется, вероятно в связи с её аккумуляцией [2, 5]. Эффект действия ртути обусловлен блокированием SH-групп и нарушением окислительно-восстановительных ферментов, т. к. угнетение активности снижается под влиянием веществ, содержащих SH-группы (цистеина) [2]. Не все тяжелые металлы были способны снижать активность беззубок, так, например соли Zn и Pb были неэффективными даже при концентрации 10^{-3} г/мл в хронических экспериментах [12]. Однако возможно, что эти последние вещества могли бы тоже видоизменять фильтрационную активность беззубок при длительной их аппликации и накоплении.

Влияние пестицидов и других средств для защиты растений

Изменение активности беззубок в ответ на недостаток кислорода и на некоторые металлы и соли тяжелых металлов выдвинуло возможность использования этих животных в качестве тест-объекта для оценки биологических воздействий загрязнения воды [5]. В этом аспекте было изучено влияние некоторых средств для защиты растений на активность беззубки. Установлено, что из инсектицидов, являющихся производными органических фосфорных кислот, тимет в концентрации 8×10^{-4} г/мл снижает время активных периодов на 50% (Рис. 5), тогда как димекрон-50, обладающий фосфамидонным воздействием, оказывает незначительное влияние на активность беззубки даже в концентрациях выше 10^{-1} г/мл.

Инсектицид Хунгария Л-7, содержащий линдан, в концентрации 4×10^{-4} г/мл, а гербицид грамоксон, с паракватным активным началом, в концентрации 10^{-3} г/л, вызывали 50% угнетение активности в острых опытах [13]. Концентрации этих веществ оказываются эффективными, когда они высоки, что вряд ли наблюдается в природных условиях. Поэтому можно считать, что порог чувствительности беззубок к некоторым ядам очень высок, т. е. их выносливость очень высокая. Однако, в этом случае тоже возникает вопрос, не ведет ли к угнетению жизненных процессов, в том числе и фильтрационной активности беззубок, в результате суммации подпороговых токсических эффектов или накопления веществ длительное применение этих веществ в течение нескольких недель и месяцев.

Механизм эффекта действия факторов окружающей среды на активность

Воздействия, оказываемые окружающей животное водой, связаны с периферическими рецепторами, определенными эффекторными органами или непосредственно центральной регуляторной системой, и при участии этих последних наступает соответственное изменение в поведении животных. Наши данные указывали на то, что прежде всего нарушение органов дыхания ответственно за снижение активности. Недостаток кислорода, соли тяжелых металлов и изменения в температуре видоизменяют и внешний обмен газов и энзимов тканевого дыхания. Вызванная реакция, т. е. снижение активности, является адекватным ответом на ухудшение снабжения кислородом, так как она уменьшает потребность в кислороде. Состояние продолжительного покоя, наблюдаемое зимой, указывает так же на то, что закрытие створок

является приспособлением к неблагоприятным условиям. В ходе наших исследований при недостатке кислорода и с применением веществ, вызывающих снижение активности, были обнаружены изменения и в нервной системе, а именно: количество материала, окрашенного положительно паральдегид-фусцином, уменьшалось [1]. Это вещество оказалось ультраструктурно своеобразным, липидоподобным, внутриклеточным образованием, распад которого вероятно связан с кислородным голоданием [19]. Наши исследования дали возможность предположить, что вещество это играет роль в сохранении функции нервной системы при кислородном голодании [17, 18]. С другой стороны, посредством обмена веществ моноаминов может осуществляться воздействие на механизмы центральной регуляции. Данные, связанные с ролью обмена веществ моноаминов в регуляции активности беззубок, изложены в другой главе; см. стр. 61—75.

Пестициды и другие вещества для защиты растений, а также токсические вещества могут влиять на разные специфические механизмы, но в конечном счете все они видоизменяют деятельность системы, обеспечивающей регуляцию активности. Характерным является то, что у беззубок регистрация состояния створок дает информацию о всей жизненной деятельности животного, поэтому этот метод имеет много преимуществ в изучении влияния разных веществ.

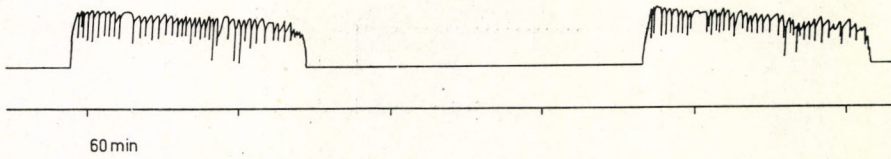
На основании полученных данных, беззубки могут считаться важными организмами в изучении водной экосистемы. С одной стороны они могут быть применены как индикаторные организмы для определения нелетальных, но нарушающих жизненные процессы, воздействий. С другой стороны, благодаря аккумуляции и приему разных веществ из воды в организм беззубок, они уменьшают токсическое действие этих веществ, хотя после их гибели накопленные вещества попадают опять в воду. Кроме того, благодаря их высокой выносливости к различным веществам, они останутся участниками и биотопа высоко загрязненных вод, и в отношении очищения воды их можно таким образом использовать и в биологическом восстановлении загрязненных вод.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. BARANYI, B. I., J. SALÁNKI (1967): Changes in the secretory activity of the central nervous system of *Anodonta cygnea* upon the action of chemical agents. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **18**, 93—103.
2. SALÁNKI, J. (1960): Я. Шаланки: О зависимости медленного ритма периодической активности беззубок (*Anodonta cygnea*) от состояния сульфгидрильных групп белковых тел. — *Журнал Общей Биологии* **21**, 229—230.
3. SALÁNKI, J. (1965): Oxygen level as a specific regulation in the rhythmic activity of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **15**, 299—310.
4. SALÁNKI, J. (1966): Daily activity rhythm of two mediterranean Lamellibranchia (*Pecten Jacobaeus* and *Lithophaga lithophaga*) regulated by light-dark period. — *Annal. Biol. Tihany* **33**, 135—142.
5. SALÁNKI, J. (1976): Kágyló-teszt vízszennyezések biológiai hatásának vizsgálata. — *Hidrobiológiai Közlöny* 281—284.
6. SALÁNKI, J., L. BALLA (1964): Ink-lever equipment for continuous recording of activity in mussels. — *Annal. Biol. Tihany* **31**, 117—121.
7. SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1974): Regulation of periodicity by monoamines in the mussel *Anodonta cygnea* L. — *J. interdiscipl. Cycle Res.* **3—4**, 277—285.
8. SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK (1974): Seasonal variations of activity and serotonin level in the freshwater mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Zool. Jb. Physiol.* **78**, 369—377.

9. SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS (1967): Filtration and O₂ consumption related to the periodic activity of freshwater mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 85–98.
10. SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS, L. HIRIPI (1974): The effect of temperature variations on the rhythmic and periodic activity of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 69–79.
11. SALÁNKI, J., I. VARANKA (1972): Central determination of the rhythmic adductor activity in the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L., Pelecypoda. — *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 456–474.
12. SALÁNKI, J., I. VARANKA (1976): Effect of copper and lead compounds on the activity of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 21–28.
13. SALÁNKI, J., I. VARANKA, A. GRANMO (1976): Néhány nehézfém-só, növényvédőszer és LAS hatása a tavi kagyló, *Anodonta cygnea* L. aktivitására. — *XVIII. Hidrobiológus Napok előadaskivonatai* p. 31.
14. SALÁNKI, J., M. VÉRÓ (1969): Diurnal rhythm of activity in fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.) under natural conditions. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 95–107.
15. SOLLBERGER, A. (1965): *Biological rhythm research*. — Elsevier Publishing Company, New York.
16. VÉRÓ, M., J. SALÁNKI (1969): Inductive attenuator for continuous registration of rhythmic and periodic activity of mussels in their natural environment. — *Med. Biol. Engn.* **7**, 235–237.
17. ZS.-NAGY, I. (1975): Citoszómák, mint az anoxiás energiatermelés sejtorganellumai puhatestű állatok szöveteiben. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **18**, 421–476.
18. ZS.-NAGY, I., V. L. BOROVYAGIN (1972): Organization of cytosomal membranes of molluscan neurons under normal and anaerobic conditions as revealed by electron microscopy. *Tissue and Cell* **4**, 73–84.
19. ZS.-NAGY, I., Cs. CSUKÁS (1969): Histochemical investigation of cytosomal lipids in the neurons of *Anodonta cygnea* L. under normal and anoxybiotic conditions. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 115–122.

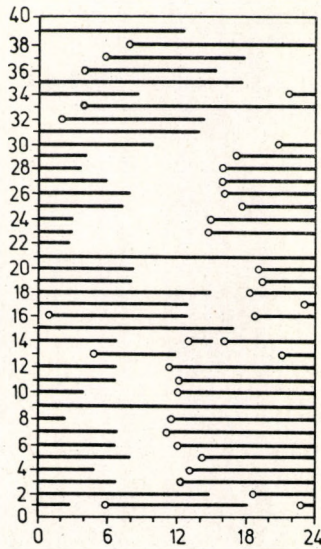
SALÁNKI JÁNOS
H-8237 Tihany
Biológia, Hungary



1. ábra. Szabadon mozgó *Anodonta cygnea* L. ritmikus és periodikus aktivitása

Fig. 1. Rhythmic and periodic activity of a free moving *Anodonta cygnea* L.

Рис. 1. Ритмическая и периодическая активность свободно движущейся *Anodonta cygnea* L.



2. ábra. Tavi kagyló aktivitásának napszakossága. Ordináta: egymást követő napok; Abszcissa: időjelzés 0—24 óráig; Kihúzott vonal: aktivitás

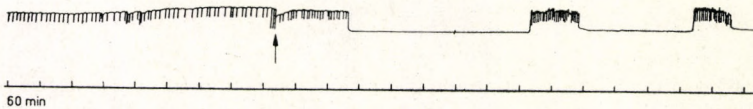
Fig. 2. Daily rhythm of the activity of mussels. Ordinate: consecutive days; Abscissa: time from 0 to 24 hours; Thick lines mark active periods

Рис. 2. Суточный ритм активности беззубки.

Ордината: дни.

Абсцисса: отрезок времени между 0—24 час

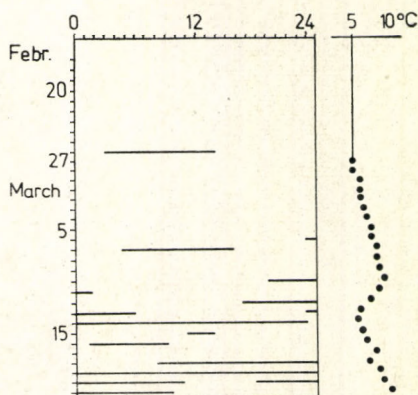
Толстая линия: активность



3. ábra. Oxigénhiány hatása a tavi kagyló aktivitására

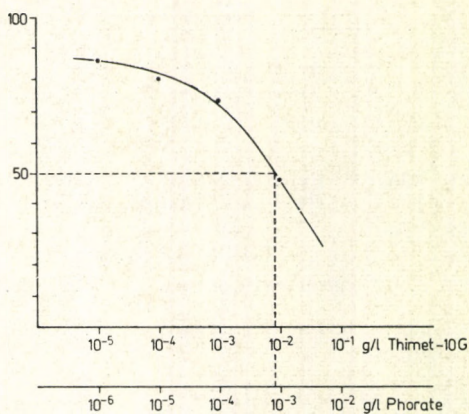
Fig. 3. Effect of the lack of oxygen on the activity of *Anodonta cygnea* L.

Рис. 3. Влияние недостатка кислорода на активность беззубки



4. ábra. Tavi kagyló aktivitásának alakulása télen, jég alatt és lassú felmelegedéskor
 Fig. 4. Activity of *Anodonta cygnea* L. in winter under ice and during slow warming of the water

Рис. 4. Изменение активности беззубки зимой под льдом и при медленном нагревании



5. ábra. Thimet (inszekticid) és hatóanyaga, a phorate hatása az aktív periódusok időtartamára. Ordináta: az aktív periódusok átlaghossza a kontroll %-ában. Abscissa: az anyag koncentrációja g/liter-ben

Fig. 5. Effect of thimet (insecticide) and its acting compound (phorate) on the duration of the active periods in the per cent of the control. Ordinate: mean duration of active periods. Abscissa: concentration of the drug in g/l

Рис. 5. Влияние тимета (инсектицид) и его активного начала (фората) на продолжительность активных периодов. Ordináta: средняя продолжительность активных периодов в процентах по отношению к контролю. Абсцисса: концентрация веществ в г/л

MŰSZER ÉS MÉRÉSTECHNIKAI FEJLESZTÉSEK

VÉRÓ MIHÁLY

A korszerű elektrofiziológiai kutatások követelményeit figyelembe véve, intézetünkben az elmúlt években intenzíven fejlesztettük a kutatásokhoz szükséges műszereket és eszközöket. A technikai fejlesztés alapján lehetőség nyílt új mérőmódszerek és adatfeldolgozási eljárások bevezetésére. Elvi és gyakorlati kivitelezési munkánk a következő műszerekre, mérőmódszerekre és adatfeldolgozási eljárásokra terjedt ki:

1. Üvegkapilláris húzó-berendezés.
2. Mikroelektróda húzó-készülék.
3. FET bemenetű (negatív kapacitású) erősítő.
4. Mágnesszalagos analóg jeltároló.
5. Négyyszög hullámú ingerlő.
6. Hőmérséklet szabályozó berendezés.
7. FET bemenetű differenciál erősítő.
8. Mozgás indikátor.
9. Mérési összeállítás többcsatornás intra- és extracelluláris elvezetéshez, valamint mozgás regisztráláshoz.
10. „Voltage-clamp” mérési összeállítás.
11. Adatfeldolgozási eljárás sokcsatornás analízatorhoz.

1. Üvegkapilláris húzó-berendezés

Az Intézetben folyó elektrofiziológiai kutatások mikroelektróda igényeinek ellátására készült az 1. ábrán látható vertikális elrendezésű kapilláris húzó berendezés. Segítségével olyan kapilláris is húzható, amelyben másik kapilláris helyezkedik el, ami az elektróda folyadékkal való töltését megkönnyíti. Az 1. ábra szemlélteti a készülék fontosabb méreteit, és a működés szempontjából lényeges szerkezeti részek közül a húzó (1) és leeresztő (2) mechanizmust, az üvegcső (3) olvasztását ellátó elektromos fűtésű kemencét (4), valamint a fűtést és húzást szabályozó áramköri egységet (5).

- Húzáshoz ajánlott üvegcső, Pyrex, Corning 7740 (vagy egyéb 1300 °C alatti olvadáspontú üvegcső).
- Üvegcső átmérő, maximum 25 mm.

- Üvegcső hosszúság, maximum 900 mm.
- Húzási arányok (különböző húzó/leeresztő görgőknél).
- Hossz növekedés $50 \times$ — $80 \times$ — $100 \times$ — $150 \times$ — $250 \times$.
Átmérő csökkenés $0,23 \times$ — $0,18 \times$ — $0,13 \times$ — $0,09 \times$ — $0,05 \times$.
- Húzási sebesség 48 cm/perc — 200 cm/perc.
- Leeresztési sebesség 4 mm/perc — 19 mm/perc.
- A kályha maximális hőmérséklete 1300 °C.

2. Mikroelektróda húzó-készülék

Üveg mikroelektródák készítéséhez terveztük a 2. ábrán látható horizontális elrendezésű húzó-berendezést. A készülékkel maximum 2 mm átmérőjű üvegkapillárisokból olyan mikroelektródák készíthetők, amelyeknek geometriai méretei és elektromos paraméterei alkalmasak intracelluláris elvezetés mellett az elektromos tulajdonságok vizsgálatára.

A készülék fontosabb szerkezeti részei a húzóerőt biztosító szolenoid (1), a kapilláris rögzítésére szolgáló mozgó (2) és álló befogó (3), valamint az üveg olvasztását ellátó fűtőszál (4). A húzási és fűtési paraméterek az előlapon elhelyezett kezelőszervekkel (5) (6) széles határok között szabályozhatók, így a kísérleti feltételeknek megfelelő optimális elektród forma és hegyátmérő könnyen előállítható.

Az elektróda húzó-berendezés áramköreinek stabilitása nagyfokú reprodukálhatóságot biztosít.

3. FET bemenetű (negatív kapacitású) erősítő

A sejtaktivitás intracelluláris regisztrálásához készült FET bemenetű erősítő blokkdiagramja látható a 3. ábrán, amely a bemenetet terhelő kapacitás neutralizálásához kompenzáló áramkört is tartalmaz. Az erősítő (A) kialakításánál figyelembe vettük a vizsgálatoknál szükséges egyéb mérési követelményeket is, így az összeállítás a következő feladatok ellátására alkalmas. Az elektróda tip-potenciáljának kompenzálása után (1) az ellenállásmérő áramkör (2) segítségével digitális műszeren (5) mérhető az elektród ellenállása. A beépített polarizátorral (3) elvezetés közben a vizsgált objektum hiperpolarizálható vagy depolarizálható, illetve külső generátor jelével ingerelhető. Az erősítőhöz kapcsolódó kiegyenlítő áramkörrel (4) ingerlésnél minimumra csökkenthető az ingerbetörés zavaró jele. Az elvezetett akcióspotenciálok vizuálisan értékelhetők az erősítő kimenetére csatlakozó oszcilloszkópon (6).

Az erősítő legfontosabb technikai adatai:

- Bemenő ellenállás $>10^{11}$ ohm.
- Bemenő áram <1 pA.
- Bemenetre vonatkoztatott kapacitás kompenzáció 100 pF-ig.
- Erősítés egységnyi.
- Kimenő ellenállás 100 ohm.
- Nullszint szabályozás ± 20 mV.

4. Mágnesszalagos analóg jeltároló

A sejtekből elvezetett jelek tárolására kétsatornás, FM rendszerű analóg mágnesszalagos jeltárolót konstruáltunk. A készülék 2×2 sávós sztereo-magnetofonból és az Intézetünkben készült FM modulátorból és demodulátorból áll. A magnetofonhoz kapcsolódó FM Modem-nél korszerű PLL (Phase Locked Loop) áramköröket alkalmaztunk. A megfelelő jelátvitel érdekében a demodulátor átlagoló szűrője Bessel típusú lineár fázisú aktív szűrővel van megoldva.

A jeltároló specifikus adatai:

- Felvételi/lejátszó rendszer, kétsatornás FM.
- Frekvencia átvitel, DC – 1250 Hz.
- Jel/zaj viszony >40 dB.
- Bemenő jelszint ± 100 mV
- Kimenő jelszint ± 100 mV.
- Bemenő ellenállás 100 Kohm
- Kimenő ellenállás 500 ohm.
- Linearitás $\pm 1\%$.
- Szalag sebesség 19 cm/sec.
- Szalag szélesség $\frac{1}{4}$ inch.

5. Négyszöghullámú ingerlő

A vizsgált preparátumok ingerléséhez lebegő-kimenetű négyszöghullámú generátort alkalmaztunk, amely korszerű félvezetőkkal és integrált áramkörökkel van megoldva. A generátor, amelynek konstrukciós megoldása a 4. ábrán látható, sorozat, illetve egyes működésű és az oszcilloszkóp indításához trigger jelet ad ki. Az indító (trigger) jelhez képest megfelelő késleltetés állítható be, és az előlapon elhelyezett kezelőszervekkel szabályozható a kívánt ismétlődési frekvencia, impulzusszélesség és amplitúdó, valamint a kimenő jel polaritása.

A generátor adatai:

- Ismétlődési frekvencia 0,1 Hz – 200 Hz sorozat, illetve egyes indítás vagy külső indítójel.
- Késleltetés: 0,7 ms – 600 ms.
- Impulzusszélesség: 0,1 ms – 200 ms
- Kimenő impulzus amplitúdója: 0–20 V (lebegő kimenet).
- Kimenő ellenállás: 500 ohm.
- Kimenő polaritás: pozitív vagy negatív.

6. Hőmérséklet szabályozó berendezés

A gyors működésű, szabályozható hőmérsékletű preparátumtartó elrendezés az 5. ábrán látható. Hűtőblokkal (1) ellátott Peltier-elemmel (2) és termisztorral (3) vezérelt tirisztoros kapcsolóáramkörrel (4) működik. A szabályozott hőmérsékletű fémlemez (5) közvetlenül a preparátum (6) alatt van elhelyezve, így gyors működésű hőmérséklet szabályozás érhető el. A vizsgált sejt aktivitása mikroelektródás módszerrel (7) minimum 50 dB-es jel/zaj viszonyal regisztrálható az oszcilloszkópon (8).

7. FET bemenetű differenciál erősítő

A komplex elektrofiziológiai mérések egyik fontos részét képezi az ideg-aktivitás regisztrálása. Az ilyen mérésekhez kifejlesztett FET bemenetű differenciál erősítő blokkdiagramja látható a 6. ábrán. Az erősítő egyaránt használható bipoláris elektróddal történő regisztráláshoz mint differenciál bemenetű erősítő, és szívó elektróddal történő regisztráláshoz, mint aszimmetrikus bemenetű erősítő. Az átviteli sáv szélesség változtatható, egyrészt a FET bemenetű erősítő (1) kimenetére kapcsolódó felüláteresztő szűrőkkel, másrészt a követő típusú erősítő kimenetére (2) csatlakozó aluláteresztő szűrőkkel. A szükséges kimenő jelszintet a végerősítő fokozat (3) állítja elő.

Az erősítő adatai:

- Bemenő ellenállás: 2×10 Mohm.
- Kimenő ellenállás: 100 ohm.
- Erősítés: 60 dB.
- Alsó sávhatárok: 1–40–80 Hz (–3 dB-es pont).
- Felső sávhatárok: 100–500–1000 Hz (–3 dB-es pont).
- Bemenetre vonatkoztatott zajértékek, különböző sáv szélességnél:
 $3,3 \mu\text{V}/20 \text{ Hz}$ – $5 \mu\text{V}/60 \text{ Hz}$ – $6,66 \mu\text{V}/100 \text{ Hz}$ – $10 \mu\text{V}/500 \text{ Hz}$ –
 $16 \mu\text{V}/1000 \text{ Hz}$.

8. Mozgás indikátor

Biológiai preparátumok kismértékű mozgásainak regisztrálásához reflexiós elven működő mozgásindikátort fejlesztettünk ki, amelynek blokkdiagramja a 7. ábrán látható. Az indikátor egyenárammal (1) táplált primer-sugárázó infravörös tartományban ($\lambda = 940 \text{ nm}$) működő fényemittáló dióda (2). A detektor, amely a preparátumról (3) reflektált jelet érzékeli, ugyancsak infravörös tartományban érzékeny fototranzisztor (4). A detektált jel egy null-szint beállítására alkalmas mérőhídra (5) és erősítőre (A) kerül. A zavarójelek elnyomását aktív sávkivágó szűrő látja el. A mozgás indikátor előnye, hogy a vizsgált objektummal nincs direkt kapcsolatban, így azt mechanikusan nem terheli. Az indikátor érzékenységi görbéje a 8. ábrán látható fekete (1) és fehér (2) papírt használja reflektáló felületnek. Az ordinátán az indikátor kimenő feszültségét tüntettük fel 0-tól 5 V-ig fehér papír esetében, és 0-tól 0,5 V-ig fekete papírra vonatkozóan. Az abszcisszán az érzékelőfej és a tárgy közötti távolság van megadva mm-ben.

9. Mérési összeállítás többcsatornás intra- és extracelluláris elvezetéshez valamint mozgás regisztráláshoz

Neuronkapcsolatok vizsgálatához készült többcsatornás mérési összeállítás látható a 9. ábrán. A mérési elrendezésben a 3. pontban ismertetett differenciál erősítőt, a 8. pontban ismertetett mozgás indikátort és az 5. pontban ismertetett négyzőghullámú ingerlőt használtuk fel. Az indikátor egység négycsatornás oszcilloszkóp. Az összeállítással neuronkapcsolatok vizsgálata mellett idegaktivitás és izomkontrakció kapcsolata tanulmányozható egyidejűleg. A mérési módszer lényege, hogy egy kiválasztott sejtet polarizálva, a

kiválasztott sejttel kapcsolatban levő sejtek aktivitásmintázata megváltozik. Így lehetőség van többszatornás szimultán intracelluláris elvezetés alapján neuronhálózatok egyszerű vizsgálatára. A neuronális működés és kontrakció kapcsolata az idegaktivitással, a bipoláris elvezetés és a mozgás indikátor jele alapján határozható meg.

10. „Voltage clamp” mérési összeállítás

A mérési összeállítással meghatározhatók azok az ion-áram komponensek, amelyek a neuronok potenciálváltozásának ideje alatt áthaladnak a sejtmembránon, és így részt vesznek a potenciálképzésben.

A mérési összeállítás (10. ábra) a 3. pontban ismertetett FET erősítőket (1), (2), kétfokozatú kontroll erősítőt (3), (4) és az 5. pontban ismertetett négyszög hullámú ingerlőt (5) és a 6. pontban ismertetett hőmérséklet szabályozót (6) tartalmazza. A membránon átfolyó ion-áramok nagyságának és időviszonyának mérése áram-feszültség konverterrel történik (7), így a különböző membránfeszültséghez tartozó áramértékek az oszcilloszkóp (8) kalibrációja alapján egyszerűen meghatározhatók.

11. Adatfeldolgozási eljárás sokcsatornás analízátorhoz

Nagymennyiségű adat gyors és pontos értékeléséhez készült adatfeldolgozó áramkör blokkdiagramja látható a 11. ábrán, amelynek segítségével „ON-line” (vagy FM jeltároló alkalmazásával „OFF-line”) üzemben, 1024 csatornás analízátoron (KFKI, NTA 512 B) értékelhetők az idegsejtekből elvezetett jelek megfelelően kiválasztott adatai. Az analóg jelből erősítés (1) után null-komparátor (2) és monostabil multivibrátor (3) képez feldolgozásra alkalmas jelet, amely az illesztő áramkörből (4) megfelelő logikai szinten kerül az analízátor (5) bemenetére.

Az áramkör az akcióspotenciálok közötti időintervallumok függvényét, illetve az akcióspotenciálok időtartamának függvényét képezi. Az identifikált Helix neuron mintázatát és hőmérséklet-növelés esetén bekövetkező változást reprezentáló függvény az analízátor katódsugárcsővé jelenik meg (az ordinátán az akcióspotenciálok közötti idők, illetve az akcióspotenciálok időtartamának értékei vannak ábrázolva, az abszcisszán az intervallumok sorszámai olvashatók le). A függvény részletei a ferrit memóriából kiírhatók, nagymértékben egyszerűsítve így a számszerű értékelést.

NEW INSTRUMENTS AND MEASUREMENTS METHODS

MIHÁLY VÉRO

In the Biological Research Institute, instruments and devices needed for modern electrophysiological research work are being intensively developed. This theoretical and practical work paved the way to the introduction of new measurement and data processing methods in the following fields:

1. Glass capillar drawing machine.
 2. Puller for microelectrodes.
 3. FET input negative capacitance amplifier.
 4. Analóg FM tape recorder.
 5. Square wave stimulator.
 6. Equipment for temperature control.
 7. FET input differential amplifier.
 8. Movement indicator.
 9. Measurement set-up for multichannel intra- and extracellular recording and movement indication.
 10. Voltage-clamp measurement set-up.
 11. Data acquisition method for multichannel analyzer.
- In the following, short surveys of this development will be presented.

1. Glass capillar drawing machine

The glass capillar drawing machine shown in *Fig. 1* has vertical arrangement, and satisfies the microelectrode requirements of our electrophysiological research work. It is suitable for drawing double capillars, thus facilitating the filling of the electrode by fluids. In Figure 1 principal dimensions of the machine are shown, together with the more important functional parts such as the drawing (1) and lowering (2) mechanism, the electrically heated oven (4) in which the melting of the glass tube (3) takes place, further the circuit assemblies (5) controlling the heating and drawing process. Principal technical data:

Preferred glass tube for drawing	Pyrex, Corning 7740
Glass tube diameter	25 mm max.
Glass tube length	900 mm max.
Drawing dimensions with application of different drawing/lowering rollers:	
Length increase	50 × — 80 × — 100 × — 150 × — 250 ×
Diameter decrease	0.23 × — 0.18 × — 0.13 × — 0.09 × — 0.05 ×
Drawing speed	48 cm/min to 19 mm/min
Lowering speed	4 mm/sec — 19 mm/sec
Maximum oven temperature	1300 °C

2. Puller for microelectrodes

The drawing machine shown in *Fig. 2* has horizontal arrangement and is intended for producing glass microelectrodes. The machine utilizes glass capillars of max. 2 mm diameter, and the microelectrodes produced by the machine have geometrical dimensions and electrical parameters suitable for investigation of electrical properties by using intracellular recording.

The machine has the following functional parts: the solenoid providing the drawing force (1), the moving (2) and standing (3) clamp for holding the capillar, and the heater (4) for melting the glass. The drawing and heating parameters are adjustable within wide ranges by front panel controls (5) and

(6), thus realizing optimum shapes and tip diameters required by the experimental conditions. A high degree of reproducibility is assured by utilizing stable circuits.

3. FET input negativ capacitance amplifier

The block diagram of the FET input amplifier designed for intracellular recording of cell activities is shown in *Fig. 3*. A compensation circuit is included for neutralization of the input load capacity. Additional measurement requirements have also been met by the design of the amplifier (A), thus the measurement set-up is suitable for the following tasks. After tip-potential compensation of the electrode (1), the electrode resistance is shown by a digital display (5), utilizing a resistance measuring circuit (2). By utilizing the built-in polarizer, the object under test may be hyper-polarized or depolarized and also stimulated by an external generator signal during recording. During stimulation, a compensation circuit is used to minimize the interfering signal originating from direct feedthrough of the stimulation. The recorded action potentials can be evaluated by viewing an oscilloscope display connected to the amplifier output (6). Principle technical data of the amplifier:

Input resistance	more than 10^{11} ohm
Input current	less than 1 pA
Capacitance compensation referred to the input	up to 100 pF
Amplification	unity
Output resistance	100 ohm
Zero level control	± 20 mV

4. Analog FM tape recorder

An analog FM tape recorder has been designed for recording cell activity signals. The recorder is made up of a 2×2 track commercial stereo tape desk and of an FM modulator and demodulator produced in our Institute. Modern PLL circuits have been utilized in the FM modem. To provide suitable signal transmission, the averaging filter of the demodulator has been realized by a Bessel-type linear-phase active filter. Principle technical data of the recorder:

Recording/playback system	2 channel FM
Frequency range	DC to 1250 Hz
Signal-to-noise ratio	more than 40 dB
Input signal level	± 100 mV
Output signal level	± 100 mV
Input resistance	100 kOhm
Output resistance	500 Ohm
Linearity	$\pm 1\%$
Tape speed	19 cm/sec
Tape width	$\frac{1}{4}$ inch

5. Square-wave stimulator

A floating output square-wave generator utilizing modern solid-state devices and integrated circuits has been applied for stimulation of the test preparations. The generator is suitable for generating periodical or single signals, and provides also a trigger for oscilloscope synchronization (see *Fig. 4*). A suitable delay may be adjusted with respect to this trigger signal, and front panel controls are provided to adjust the repetition rate, pulse width, pulse amplitude and polarity of the output signal. Principle technical data of the generator:

Repetition rate	0.1 to 200 Hz, or single pulse by internal or external trigger
Delay	0.7 to 600 msec
Pulse width	0.1 to 200 msec
Output pulse amplitude	floating, 0 to 20 V
Output resistance	500 ohm
Output signal polarity	positive or negative

6. Equipment for temperature control

The arrangement of the preparation chamber which has a rapidly adjustable temperature is shown in *Fig. 5*. It comprises a Peltier-element (2) with cooling block (1) and a thyristor switching circuit (4) controlled by a thermistor (3). The metal plate of controlled temperature (5) is placed directly under the preparation (6), thus providing rapid temperature change. The cell activity may be recorded by using micro-electrodes (7) on an oscilloscope display (8), with a signal-to-noise ration of at least 50 dB.

7. FET input differential amplifier

The recording of nerve activities is an important part of complex electrophysiological measurements. *Fig. 6* shows the block-diagram of a FET input differential amplifier developed for these measurements. This amplifier may be used both as a differential input amplifier for recordings with bipolar electrodes and as an asymmetrical input amplifier with suction electrodes. Transmission bandwidth is adjustable by high-pass filters connected to the output of the FET input amplifier (1) and by low-pass filters connected to the output of the follower type amplifier (2). The required output level is produced by the output stage (3).

Principle technical data of the amplifier:

Input resistance	2×10 Mohm
Output resistance	100 ohm
Amplification	60 dB
Lower band-limits	1 — 40 — 80 Hz (3-dB points)
Upper band-limits	100 — 500 — 1000 Hz (3 dB points)
Noise levels referred to the input	$3.3 \mu\text{V}/20 \text{ Hz}$ — $5 \mu\text{V}/60 \text{ Hz}$ — $6.66 \mu\text{V}/100 \text{ Hz}$ — $10 \mu\text{V}/500 \text{ Hz}$ — $16 \mu\text{V}/1000 \text{ Hz}$

8. Movement indicator

A reflection-type movement indicator has been developed for registering small movements of biological preparations. The block diagrams of the movement indicator is shown in *Fig. 7*. The primary radiator, fed by DC (1), is a light emitting diode (2) operating in the infrared region ($\lambda = 940$ nm). A photo transistor (4), sensitive in the infrared region, is operated as a detector sensing the light reflected by the preparation (3). The detected signal drives a balanced measurement bridge (5) and an amplifier (A). The interfering signals are suppressed by an active band-stop filter. The movement indicator has no direct contact with the test object which is thus not loaded mechanically. The sensitivity curve of the movement indicator is plotted in *Fig. 8*, using both black paper (1) and white paper (2) as reflecting surfaces. The ordinate scale covers the output voltage of the indicator, in the range of 0 to 5 V for white paper, and 0 to 0.5 V for black paper. The distance between the sensing head and the object in mm units is plotted on the abscissa scale.

9. Measurement set-up for multichannel intra- and extracellular recording and movement indication

Fig. 9 shows a multi-channel measurement set-up intended for investigation of neuron networks, utilizing the differential amplifier treated in Sec. 3, the movement indicator treated in Sec. 8 and the square-wave stimulator treated in Sec. 5. A four-channel oscilloscope is used as a display device. Simultaneous investigations of neuron networks, nerve activities and muscle contraction is possible by utilizing the set-up. According to the measurement method, a selected cell is polarized, thus changing the activity pattern of the cells connected to the selected cell. A simple investigation of neuron networks by utilizing multi-channel simultaneous intracellular recordings is made possible by this method. The relation between neuron activity or contraction and nerve activity can be determined from the bipolar recording and the movement indicator signal.

10. Voltage clamp measurement set-up

The measurement set-up is used to determine ion-current components which traverse the cell membrane during the potential-change time-interval of neurons and thus take part in producing potential.

The device (*Fig. 10*) is made up of FET amplifiers (1) (2) treated in Sec. 3, a two-stage control amplifier (3) (4), the square-wave stimulator (5), treated in Sec. 5, and the temperature control equipment (6) treated in Sec. 6. Ion-currents flowing through the membrane are measured by a current-voltage converter (7); this facilitates the determination of current values pertaining to different membrane voltages by the calibration of the oscilloscope (8).

11. Data acquisition method for multichannel analyzer

Fig. 11 shows the block-diagram of a data acquisition circuit suitable for rapid and accurate evaluation of a large number of data. The circuit can be used for evaluating neuron cell signal data on a 1024 channel analyzer

(КФКИ type NTA-512 B), either with on-line operation, or with off-line operation, the latter in conjunction with an FM recorder. From the analog signal, a signal suitable for evaluations derived with an amplifier (1), null-comparator (2) and monostable flip-flop (3). This signal is routed through the matching circuit (4) at a suitable logic level to the analyzer input (5). The circuit is used to produce the function of time intervals between action potentials and the action potential time durations function. The function representing the identified Helix neuron pattern and its dependence on temperature is displayed on the analyzer cathode ray tube (the interspike time intervals or the action potential time duration intervals are plotted as a function of the time interval serial numbers). Selected parts of the response function may be read out from the ferrite memory for easy numerical evaluation.

ТЕХНИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ УСТРОЙСТВ И ИЗМЕРИТЕЛЬНОЙ ТЕХНИКИ ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

МИХАЙ ВЕРО

Учитывая необходимость применения современных методов в электрофизиологических исследованиях, в последние годы в нашем Институте проведено интенсивное усовершенствование приборов и устройств. В результате технического прогресса представилась возможность применения новых методов измерения и обработки данных. Наши теоретические и практические стремления были направлены на создание новых устройств измерительной техники и обработки данных:

1. Устройство автоматической вытяжки стеклянных капилляров.
2. Устройство вытяжки микроэлектродов.
3. Усилитель с отрицательным входным сопротивлением, построенный на полевом транзисторе.
4. Двухканальная система записи и воспроизведения с частотной модуляцией.
5. Генератор прямоугольных импульсов.
6. Терморегулирующее устройство.
7. Дифференциальный усилитель построен на полевом транзисторе.
8. Индикатор сдвига объекта исследования.
9. Многоканальная установка внутриклеточного и внеклеточного отведения и регистрации сдвига.
10. Устройство фиксации напряжения мембраны.
11. Согласующее устройство для обработки данных к многоканальному анализатору.

1. Устройство автоматической вытяжки стеклянных капилляров

Для удовлетворения запросов электрофизиологических исследований, проводимых в нашем Институте, было создано устройство с вертикально расположенным капилляром, который представлен на рис. 1. С помощью этого устройства можно вытягивать одновременно два капилляра, расположенных

концентрически, что облегчает наполнение электродов жидкостью. На *рис. 1* указаны основные размеры устройства и важнейших, с точки зрения работы, элементов конструкции, таких, как блок с механизмом вытягивания [1] и опускания [2], блок электрической печки [4], обеспечивающей расплавление стеклянной трубки [3], а также блок, регулирующий нагрев и вытягивание электрода [5].

Важнейшие технические данные:

- Рекомендуемая стеклянная трубка: типа «Пирекс», «Корнинг 7740» (или другие стеклянные трубки с температурой плавления ниже, 1300 °С)
- Максимальный диаметр стеклянной трубки — 25 мм
- Максимальная длина — 900 мм
- Параметры вытягивания (при различных втягивающих/опускающих роликах):
 - увеличение длины (50× — 80× — 100× — 150× — 250×)
 - уменьшение диаметра (0,23× — 0,18× — 0,13× — 0,09× — 0,05×)
 - Скорость вытягивания 48 см/мин — 200 см/мин
- Скорость опускания 4 мм/мин — 19 мм/мин
- Максимальная температура нагрева печки — 1300 °С.

2. Устройство вытяжки микроэлектродов

Для изготовления микроэлектродов была сконструирована установка с горизонтальной вытяжкой (*рис. 2*). С помощью этого прибора можно вытягивать микроэлектроды из заготовки с максимальным диаметром 2 мм, геометрические размеры которых при внутриклеточном отведении дают возможность исследовать электрические свойства мембран.

Важнейшими составными частями прибора являются следующие: соленоид [1], обеспечивающий силу подтягивания; движущийся [2] и неподвижный [3] зажимные приспособления для капилляров, а также спираль накаливания стекла [4]. Параметры нагрева и вытяжки регулируются потенциометрами [5, 6], расположенными на передней панели и дающими возможность регулировать их в широких пределах. В результате этого могут быть изготовлены микроэлектроды с оптимальной формой и диаметром кончика, необходимыми по потребностям разного типа экспериментов.

Стабильность электрической схемы прибора для вытяжки микроэлектродов обеспечивает высокую воспроизводимость.

3. Усилитель с отрицательным входным сопротивлением, построенный на полевом транзисторе

На *рис. 3* изображена блок-схема усилителя с полевым транзистором на входе, который был изготовлен для регистрации внутриклеточной активности. Схема усилителя снабжена компенсационной цепью для устранения входной ёмкости. При создании усилителя (А) принимались во внимание разные требования, предъявляемые к измерениям, и поэтому усилитель был создан для выполнения функций: после компенсации потенциала кончика микроэлектрода [1] с помощью цепи измерения сопротивления [2], по циф-

ровому вольтметру [5] можно следить за сопротивлением электрода; во время отведения можно поляризовать или раздражать исследуемый объект с помощью встроенного поляризатора [3] или внешнего стимулятора, включенного к усилителю; с помощью компенсационной цепи [4] присоединённой к усилителю возможно уменьшение до минимума артефакта раздражения. Отведенные потенциалы действия визуально анализируются на экране осциллографа [6], соединённого к выходному усилителю.

Основные технические данные усилителя

- входное сопротивление 10^{11} ом
- входной ток $1 \cdot 10^{-12}$ А
- компенсация входной ёмкости: до 100 пФ
- коэффициент усиления = 1
- выходное сопротивление: 100 ом
- диапазон регулирования нулевого уровня: ± 20 мв

4. Двухканальная система записи и воспроизведения с частотной модуляцией

Для накопления сигналов, отводимых из клеток, был сконструирован двухканальный аналоговый магнитный накопитель с частотной модуляцией. Установка состоит из стерео-магнитофона с 2×2 полосами, модулятора и демодулятора частоты, созданных в нашем Институте. У модулятора — демодулятора частоты были использованы современные электрические схемы. (Phase Locked Loop). Для обеспечения нужной полосы пропускания сигналов использовался усредняющий фильтр демодулятора, представляющий собой активный фильтр с линейностью по фазе типа Бесселя.

Специфические данные накопителя сигналов:

- частотный диапазон входного сигнала: 0—1250 герц
- отношение сигнал/шум: 40 дБ
- уровень входного сигнала: ± 100 мв
- уровень выходного сигнала: ± 100 мв
- входное сопротивление: 100 Ком
- выходное сопротивление: 500 Ком
- погрешность по линейности: $\pm 1\%$
- скорость движения ленты: 19 см/сек
- ширина ленты: 1/4 дюйма

5. Генератор прямоугольных импульсов

Для стимуляции объектов исследования был использован генератор прямоугольных импульсов с незаземлённым выходом, который был построен на современных полупроводниках и интегральных схемах. Генератор, принципиальная схема которого представлена на *рис. 4*, способен генерировать одиночные и серийные импульсы, а также способен дать запускающий импульс. Задержка импульсов по сравнению с запускающим импульсом, необходимые частоты, длительность и амплитуда, а также полярность выходных сигналов регулируется потенциометрами, расположенными на передней панели.

Технические данные генератора:

- частота выходной серии импульсов: от 0,1 до 200 Гц
- временная задержка: от 0,7 до 600 мсек
- напряжение выходного сигнала: 0—20 в
- выходное сопротивление: 500 ом
- полярность выходного сигнала: положительная или отрицательная.

6. Терморегулирующее устройство

Камера препаратов, дающая возможность быстрого изменения температуры представлена на *рис. 5*. Камера состоит из блока охлаждения [1], снабженного элементом Пельтье [2] и тиристорной цепью [4], управляемой термистором [3]. Металлический лист с терморегулятором [5], находящийся непосредственно под препаратом [6], осуществляет быстродействующее регулирование температуры. Активность исследуемой клетки с помощью микроэлектродной установки [7] регистрируется на осциллографе [8]; с минимальным отношением шум/сигнал (50 децибел).

7. Дифференциальный усилитель построенный на полевом транзисторе

Регистрация активности нервной системы беспозвоночных представляет важную часть комплексных электрофизиологических измерений. Блок-схема дифференциального усилителя с полевым транзистором на входе, созданного для таких измерений, изображена на *рис. 6*. Усилитель в равной мере пригоден для отведения биполярными электродами, работая в этом случае дифференциальным усилителем, и для отведения всасывающими электродами, будучи в этом случае усилителем несимметричного входа. Ширина полосы пропускания усилителя регулируется: во первых, в результате использования присоединенных к выходу усилителя фильтров [1], пропускающих верхние частоты, во вторых, в результате применения фильтров, пропускающих низкие частоты к выходу усилителя типа повторителя [2]. Необходимый уровень выходного сигнала обеспечивается выходным каскадом.

Параметры усилителя:

- входное сопротивление: 2×10 Мом
- выходное сопротивление: 100 ом
- усиление: 60 дб ($1000 \times$)
- нижние частоты пропускания: 1—40—80 Гц (при —3 дб-а)
- верхние частоты пропускания: 100—500—1000 Гц (при —3 дб-а)
- значения уровня шума (по отношению к входу) при разных частотах: 3,3 мкв/20 Гц — 5 мкв/60 Гц — 6,66 мкв/100 Гц — 10 мкв/500 Гц — 16 мкв/1000 Гц.

8. Индикатор сдвига объекта исследования

Для регистрации малых движений биологических препаратов был создан индикатор сдвига, работающий на рефлекторном принципе (*рис. 7*). Первичный излучатель [1] индикатора, питаемый постоянным током, является светодиодом [2], работающим в диапазоне инфракрасного излучения ($\lambda = 940$ нм). Детектор, который воспринимает отраженный от

препарата луч [3], является чувствительным фототранзистором [4] в диапазоне инфракрасного излучения. Детекторный сигнал, поступая на измерительный мост [5], с помощью которого регулируется нулевой уровень, подаётся на вход усилителя (А). Для подавления сигнала помехи применяется активный помехоподавляющий фильтр. Преимуществом индикатору сдвига является то, что он не находится в прямой связи с объектом исследования, механически не нагружает его. Кривая чувствительности индикатора изображена на *рис. 8*. В качестве отражающей поверхности были использованы чёрная [1] и белая [2] бумага. На оси ординат изображено выходное напряжение от 0 до 5 вольт в случае белой бумаги, и от 0 до 0,5 в случае чёрной бумаги. По оси абсцисс изображено расстояние между объектом исследования и воспринимающей головкой.

9. Многоканальная установка внутриклеточного и внеклеточного отведения и регистрации сдвига

На *рис. 9* представлена многоканальная установка, созданная для исследования межнейронных связей. В измерительной системе были использованы усилители, описанные в разделе 3, индикатор движения, описанный в разделе 8, и генератор прямоугольных импульсов, описанный в разделе 5. Блоком визуального контроля является четырехканальный осциллограф. Помимо исследования межнейронных связей установка дает возможность изучения связей между активностью нерва и сокращением мышцы. Суть данного метода заключается в том, что поляризация некоторой выбранной клетки может вызывать изменение активности других клеток. Таким образом, представляется возможность изучения нейронных сетей с использованием многоканального внутриклеточного отведения. Связь между нервной активностью и сокращением мышцы определяется по сигналам, полученным с помощью биполярного отведения и индикатора сдвига.

10. Устройство фиксации напряжения

С помощью этой установки могут быть определены компоненты ионных токов проходящих через мембрану во время фиксации потенциала клетки.

Установка (*Рис. 10*) состоит из усилителей [1] [2] построенных на полевых транзисторах (глава 3), двухступенчатого контрольного усилителя [3, 4], генератора прямоугольных импульсов [5] (раздел 5) и регулятора температуры [6] (раздел 6). Измерение величины и временных отношений ионных токов, проходящих через мембрану, происходит с помощью преобразователя [7] ток-напряжения. Значения тока, относящиеся к различным значениям фиксированного напряжения мембраны, легко определяются на основании калибровки осциллографа [8].

11. Согласующее устройство для обработки данных к многоканальному анализатору

Быструю и точную оценки большого количества данных можно осуществлять с помощью электрической схемы, которая изображена на *рис. 11*. Используя данную схему и 1024 канальный анализатор типа KFKI NTA-512B

в режиме «ON-line» или с применением системы записи и воспроизведения с частотной модуляцией в режиме «OFF-line» возможно обрабатывать данные полученные при отведении от нейронов. Аналоговый сигнал проходя через усилитель [1], нулевой компаратор [2] и одновибратор [3] становится пригодным для подачи через согласующую цепь [4] на вход анализатора [5] на соответствующем логическом уровне [4].

Данная схема формирует функции межспайковых интервалов или длительности потенциалов действия. Функция, описывающая активности и изменение вследствие изменения температуры идентифицированного нейрона виноградной улитки изображается на экране катодной трубки анализатора (на оси ординат представлены межспайковые интервалы или длительность потенциалов действия, на оси абсцисс — порядковые номера интервалов). Составные функции могут быть записаны в ферритную-память, упрощая этим количественную обработку данных.

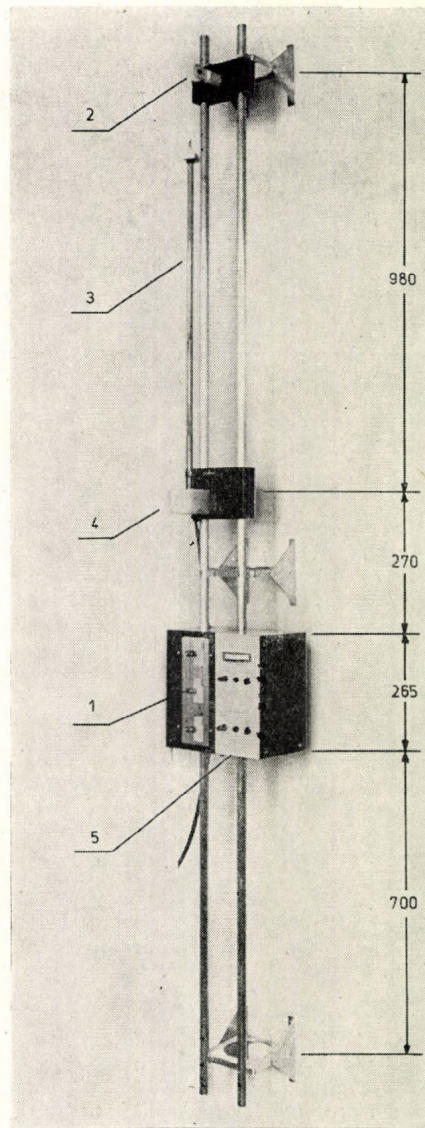
IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. VÉRÓ, M. (1971): Negative capacitance amplifier for microelectrode investigations. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 107—115.
2. S.-RÓZSA, K., M. VÉRÓ (1971): Electrocardiograms in insecta and gastropoda and their changes under experimental conditions. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 79—86.
3. VÉRÓ, M. (1972): Transistorized square wave generator for biological investigations. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 75—80.
4. KISS, I., J. SALÁNKI, M. VÉRÓ (1972): Dependence of reaction to Ach on the membrane potential of neurones of *Lymnaea stagnalis*. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 21—27.
5. VÉRÓ, M. (1973): Horizontal puller for the preparation of gass microelectrodes. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 109—113.
6. VÉRÓ, M. (1973): Multichannel analyzer classifying circuit for the determination of action potential intervals and durations. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 115—120.
7. VÉRÓ, M. (1974): Voltage clamp measurement set-up for investigation of membrane parameters. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 111—117.
8. VÉRÓ, M. (1974): Temperature control network for the investigation of nerve cells. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 119—126.
9. VADÁSZ, I. M. VÉRÓ (1974): Effect of temperature transition on the activity parameters of Br-type neurone of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 81—89.
10. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ (1973): Temperature dependence of the activity pattern in the Br-type cell of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. hung.* **43**, 115—124.
11. SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ (1975): *Helix pomatia* L. Br-típus-sejtje aktivitás mintázatának hőmérsékletfüggése. — *Biológia* **22**, 145—159.
12. VÉRÓ, M. (1975): Hőmérsékletszabályozó áramkör idegsejtek működésének vizsgálatához. — *Orvos és Technika* **4**, 105—110.
13. VÉRÓ, M. (1976): Voltage clamp mérési összeállítás membrán paraméterek vizsgálatához. — *Orvos és Technika* **1**, 7—11.
14. VADÁSZ, I., M. VÉRÓ (1975): Ion current temperature dependence of Br-type neuron of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 129—137.
15. VÉRÓ, M. (1976): Glass capillar drawing machine for electrophysiological purposes. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 29—37.
16. VÉRÓ, M. (1976): Movement indicator for biological objects with electro-optical sensing device. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 37—42.

VÉRÓ MIHÁLY

H-8237 Tihany

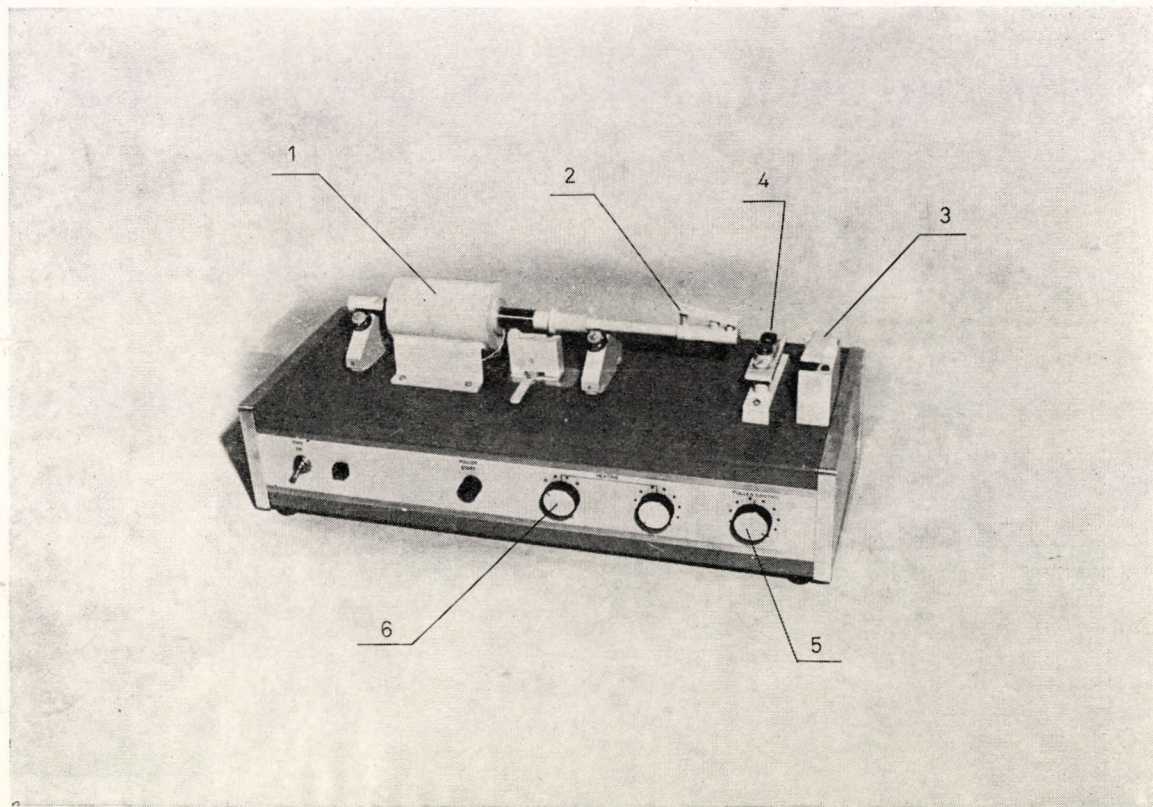
Biológia, Hungary



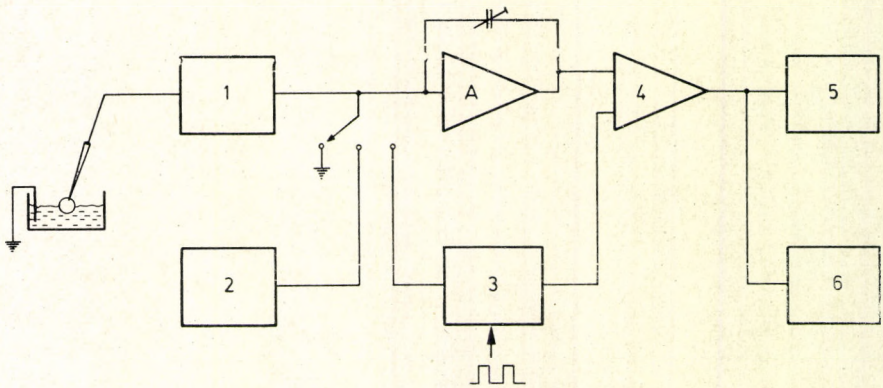
1. ábra. Üvegkapilláris húzó konstrukció elrendezése

Fig. 1. Construction arrangement of the glass capillar drawing machine

Рис. 1. Конструктивное оформление устройства автоматической вытяжки капилляров



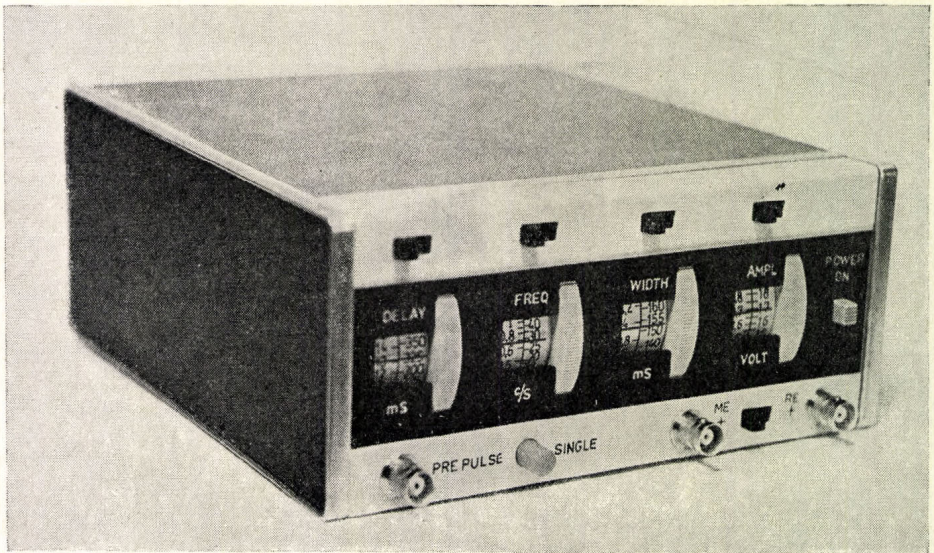
2. ábra. Mikroelektroda húzó konstrukciós elrendezése
Fig. 2. Construction arrangement of the microelectrode puller
Рис. 2. Конструктивное оформление устройства вытяжки микроэлектродов



3. ábra. FET bemenetű erősítő blokkdiagramja

Fig. 3. Block diagram of the FET-input amplifier

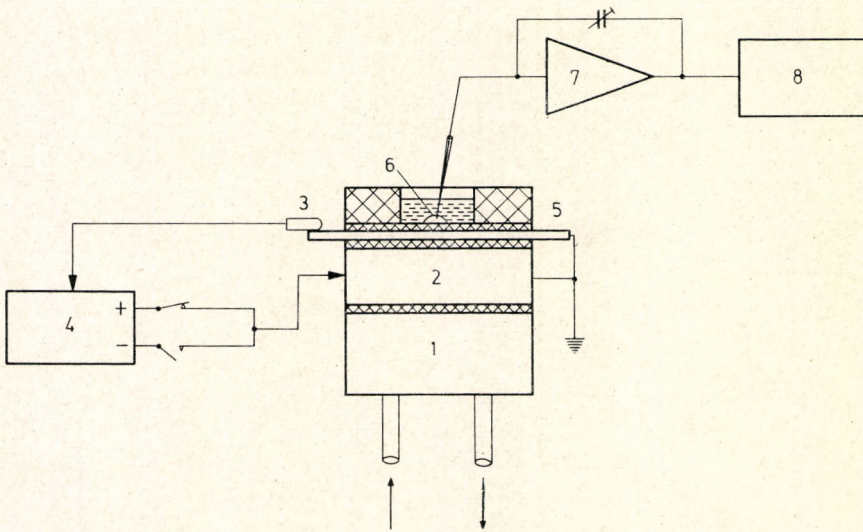
Рис. 3. Блок-схема усилителя с отрицательным входным сопротивлением, построенного на полевом транзисторе



4. ábra. Négyszöghullámú ingerlő konstrukciós elrendezése

Fig. 4. Construction arrangement of the square-wave stimulator

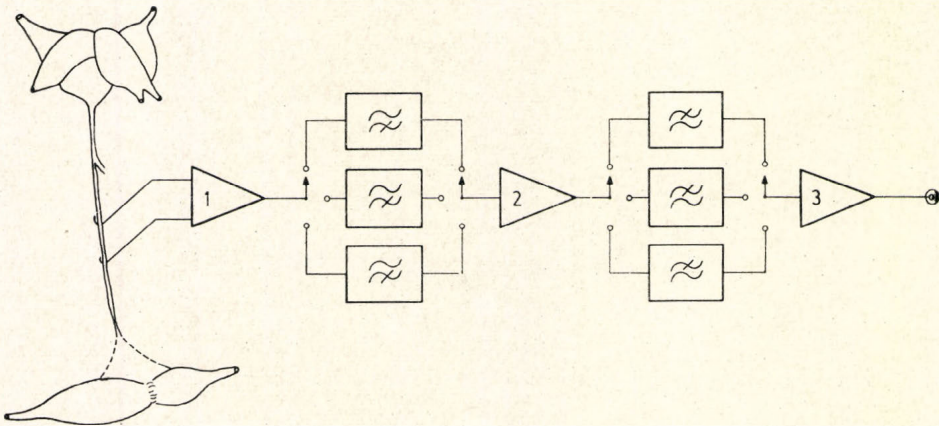
Рис. 4. Внешнее конструктивное оформление генератора прямоугольных импульсов



5. ábra. Hőmérsékletszabályozó blokkdiagramja

Fig. 5. Block diagram of the temperature control equipment

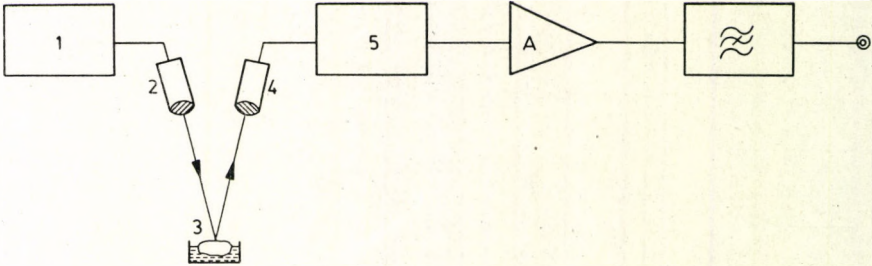
Рис. 5. Блок-схема терморегулирующего устройства



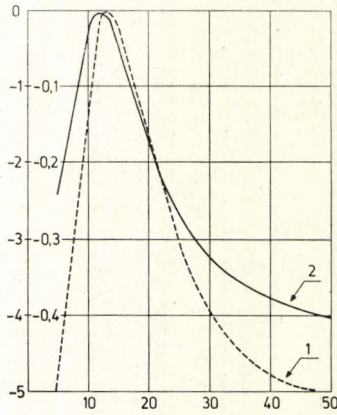
6. ábra. FET bemenetű differenciál erősítő blokkdiagramja

Fig. 6. Block diagram of the FET-input differential amplifier

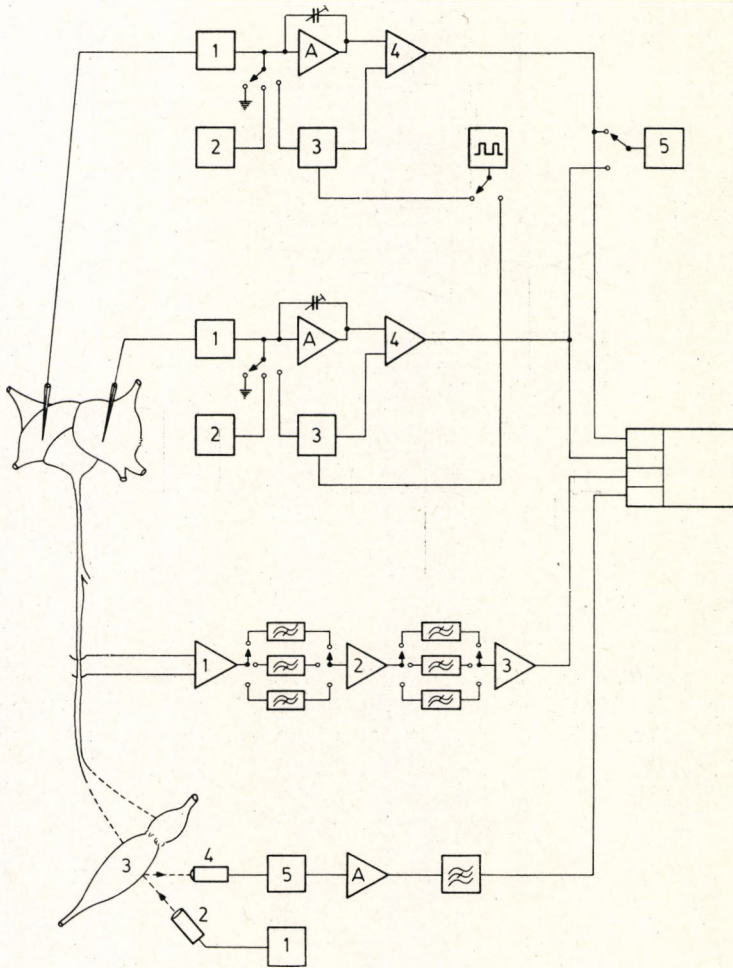
Рис. 6. Блок-схема дифференцирующего усилителя, построенного на полевом транзисторе



7. ábra. Mozgás indikátor blokkdiagramja
 Fig. 7. Block diagram of the movement indicator
 Рис. 7. Блок-схема индикатора сдвига объекта исследования



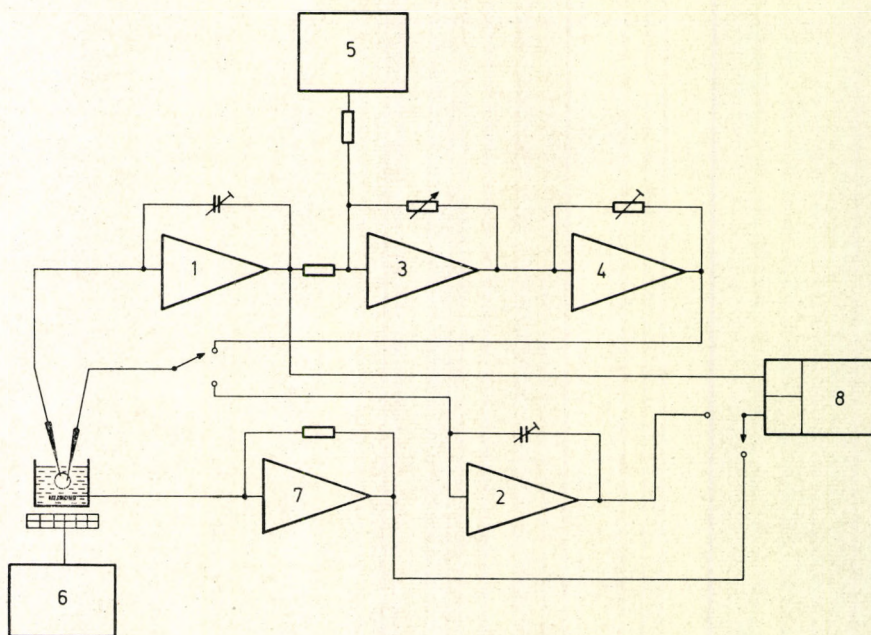
8. ábra. Mozgás indikátor érzékenységi görbéi
 Fig. 8. Sensitivity response of the movement indicator
 Рис. 8. Кривые чувствительности устройства сдвига объекта исследования



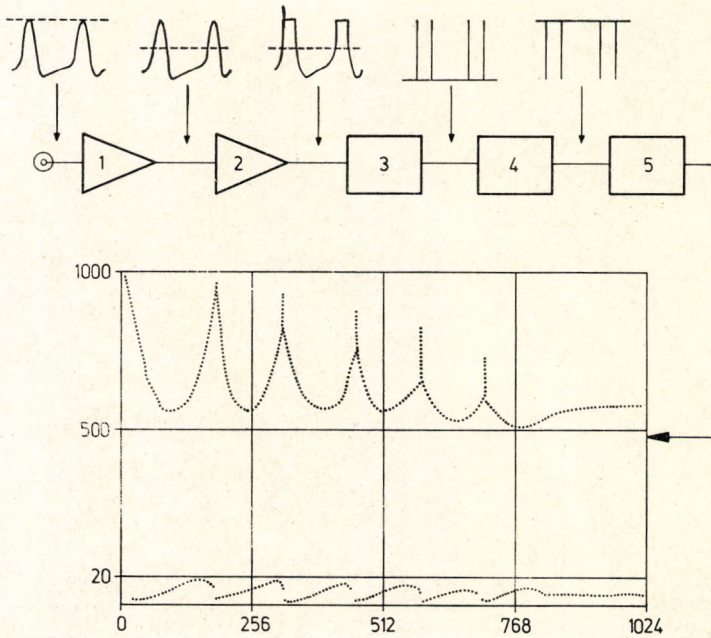
9. ábra. Többcsatornás intra- és extracelluláris elvezetés, valamint mozgás regisztrálás blokkdiagramja

Fig. 9. Block diagram of the multichannel intracellular and extracellular pick-up, even as movement recording

Рис. 9. Блок-схема многоканального внутриклеточного и внеклеточного отведения и индикатора сдвига объекта исследования



10. ábra. „Voltage clamp” mérés blokkdiagramja
 Fig. 10. Block diagram of the “Voltage clamp” measurement set-up
 Рис. 10. Блок-схема устройства фиксации напряжения



11. ábra. Analizátoros adatfeldolgozás blokkdiagramja

Fig. 11. Block diagram of the data evaluation method for multichannel analyzer

Рис. 11. Блок-схема обработки данных с помощью анализатора и согласующего устройства

A BALATON ICHTHYOLÓGIAI KUTATÁSÁNAK ÚJABB EREDMÉNYEI ÉS PERSPEKTÍVÁI

BIRÓ PÉTER

A Balaton tudományos tanulmányozásának már a századforduló óta szerves részét képezte a tó halállományának, a különböző halfajok élettevékenységének vizsgálata. Az 1950-es években elkezdett autökológiai, majd az 1960-as évektől folyó synökológiai tanulmányok célja a táplálékhálózatokban résztvevő különböző szervezetek mennyiségi viszonyainak, trofikus kapcsolatainak és a tó anyag- és energia-forgalmában való részesedésüknek a megismerése volt. Az 1965-ben lezajlott nagyméretű halpusztulást követően — az okozott káron túl — a tó biológiai állapotának szembetűnő megváltozása kapcsán jelentkező tudományos és társadalmi igény sürgetően hatott e szakterület fokozott, ökológiai szemléletű művelésére.

Jelen összefoglaló — építve az előzményekre — az elmúlt évtized téma szerint csoportosított újabb halbiológiai eredményeinek bemutatására, azok értékelésére és a szakterület perspektíváinak körvonalazására törekszik.

Faunakutatás

Az 1930-as években lezajlott faunaváltozást követő időszakról kezdve a betelepített egzotikumok vagy spontán megjelent pontusi elemek növekvő száma ellenére alig találunk faunisztikai felvételt, amely a tavat benépesítő halállomány fajösszetételbeli változásait követné nyomon.

1970-ben a Hévízi-tóban és lefolyójában 15 halfaj jelenlétét mutattuk ki; köztük az 1938 táján meghonosított szúnyogirtó fogaspontyról (*Gambusia affinis* BAIRD et GIRARD) kiderült, hogy a *G. affinis* ssp. *holbrooki* GIRARD alfaja él a tóban és lefolyójában.

A Balatonban és vízgyűjtőjében korábban 42 halfaj előfordulásáról tudunk [17]. 1972-ig a faunalista öt új taggal bővült; a ma ismert fajok száma 47. 1970-ben a *Neogobius fluviatilis* PALL. ponto-káspikus elterjedésű géb megjelenését és gyors terjedését észleltük a Balatonban [6, 10]. 1971-ben a Fonyód melletti Zardavári-tavakból került tavunkba a *Pseudorasbora parva* (SCHLEGEL) mint a növényevő haszonhalakkal behurcolt nemkívánatos idegen elem [4].

A valójában faunakutatásnak minősülő parazitológiai vizsgálatok során ismereteink a balatoni halak — mint gazdaállatok — Trematodes, Cestodes,

Nematoidea, Acanthocephala stb. élősködőiről nagymértékben bővültek. Több, a Balaton faunájára új faj leírása és faunalistába vétele is megtörtént [26, 27, 28, 29, 30, 32]. Tanulmányozták a balatoni halak élősködő Copepoda-rákjait [34], és felmérték a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) feregfertőzöttségét [33].

Táplálék- és tápláléklánc-vizsgálatok

A tavi csúcsragadozó fogassüllőhöz (*Stizostedion lucioperca* L.) vezető tápláléklánc fontos tagja a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) Gyomor- és béltartalom analízisekkel kimutatták [33], hogy ennek táplálékában túlnyomórészt iszap- és bevonatlakó Cladocera-k, Cyclops-, valamint Diptera-fajok (zömmel Chironomidák) fordulnak elő. Tölg [36] adataihoz képest az Amphipodák táplálékbeli aránya csökkent, a Diptera-ké viszont megkétszereződött, mely változás a tó eutrofizálódására utalhat. A belféreg-fertőzöttség és a táplálék minőségének területi, illetve szezonális különbségei a növekedéssel szoros kapcsolatot mutattak.

TÖLG és WOYNÁROVICH korábbi tanulmányaiból tudjuk, hogy a balatoni süllőállomány „alutáplált”, fejlődésének korai szakaszában tápláléklánc hiányos, méretfokozatosság-megszakadást mutat, melynek következményét lassú és egyenlőtlen növekedésével lehetett lemélni. Az azóta eltelt időszak változásainak rögzítése céljából fogassüllő-ivadékon végzett gyomortartalom-analízisek [35] ráirányították a figyelmet a hínáros és hínármentes tóterületek eltérő táplálékkészletére. Megállapították, hogy a hínárosokban (Bozsai-öböl, Balatonakali) a minőségileg és mennyiségileg egyaránt gazdagabb makrofaunát fogyasztó süllőivadék ragadozásra való áttérése kedvezőbb körülmények mellett, korábban megtörténik, szemben a hínármentes vízterületeken élő ivadékkal. Részben ez is magyarázata lehet az ivadék körében tapasztalt szétnövésnek [7].

Öt éven át, közel ötezer gyomortartalom elemzésével tisztázni lehetett a 300–500 g súlyú fogassüllő táplálékforgalmazását. 1965 után a balatoni fogassüllő táplálkozásában és táplálékának összetételében bekövetkezett módosulások irányát és mélységét sikerült feltárni, továbbá, a táplálékfogyasztásra megbízható mennyiségi adatokat nyerni [2, 8, 16]. Megállapítható volt, hogy a táplálékot mintegy tíz halfaj képezi; dominál a kűsz (*Alburnus alburnus* L.), vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) és a süllő (*Stizostedion lucioperca* L.) saját ivadéka. A fogassüllő által korábban nem fogyasztott öt újabb halfaj is előkerült a gyomrokból. Ezek között a *Neogobius fluviatilis* PALL. növekvő arányszáma jellemző volt.

A 3 évesnél idősebb fogassüllő a Balatonban testsúlyának kb. 1%-át kitevő táplálékot fogyaszt el naponta. A 3–9 éves, halászható méretű állomány aktív anyagcseréjének becsült energia-igénye szerint az elfogyasztott táplálék 64%-a légzésre, 15–16%-a hús, és csupán 1,5%-a ivartermékek képzésére hasznosul [11, 12].

Az 1965-ös halpusztulás a táplálékláncmenti peszticid-akkumulációra is felhívta a figyelmet. Vékonyréteg kromatográfiával különböző halak egyes szöveteiből kimutatott maradék-komponensek között legnagyobb mennyiségben a DDT és bomlásterméke a DDE, gamma-HCH és egy ismeretlen komponens volt található. A szervek, illetve szövetek közül a zsírszövet raktározta

a legtöbb peszticid-maradékot, majd a máj, ikra és a hús következett [1]. Újabb balatoni halpusztulás (1975) peszticid- és nehézfémbejutás, illetve akkumuláció fiziológiai hatásmechanizmusainak és patológiai következményeinek fokozott tanulmányozását indokolják. Halpusztulások oknyomozására elkezdődött biotesztek (bioassay) spektrumának bővítése vízminőség-védelmi szempontból is nélkülözhetetlen.

Táplálékhálózatmenti interspecifikus kompetíció kérdése az angolna (*Anguilla anguilla* L.) telepítések kapcsán merült fel. Különböző méretű és korú, parti, illetve nyíltvízi területekről gyűjtött angolnák tápcsatorna-tartalmának elemzése bizonyította, hogy a parti övben és a tó nyíltvízi régióin a táplálékbázis élesen elkülönül [9]. Parti övben a bevonatlakó állatok közül különböző rákok (*Asellus*, *Dicergammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*) jelentik a fő táplálékot, ezzel szemben a partvonalától 1000–1500 m-re a nyílt vízben gyakorlatilag nincs jelentőségük. Szerepüket a tekintélyes biomasszát képviselő *Chironomus* ex gr. *plumosus* lárva és báb alakjai veszik át, mellettük a puhatestűek (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) és a halak részaránya is nő az angolnák táplálékában (*I. ábra*). Az angolna-produkció főleg a Keszthelyi-öböl nyílt vízében az iszapfaló Chironomidák révén, döntő mértékben a tó szerves törmelékben gazdag iszapján alapul. Ez többek között a fogassüllő felé vezető táplálékhálózat egyik kiindulása is. Érthetően a halivadék fejlődése szempontjából a parti öv táplálékkészlete döntő jelentőséggel bír. Biotikus és abiotikus tényezők össz munkájának eredőjeként megfigyelhető táplálékbeli szegényedésre több jel is utal, ezért a parti öv kompetitív halfajokkal történő túlnépesítése kedvezőtlen trofikus kapcsolatokat idézhet elő.

A Balaton rohamos eutrofizálódása növényevő halak számára kedvező táplálkozási feltételeket biztosít. A tóban meghonosított fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) béltartalom-analízise során (30–50 cm méretcsoport) azt állapították meg, hogy kb. egyéves koráig fő táplálékát jelentő fitoplankton mellett kb. 300 g testsúly fölött már jelentős mértékben fogyasztja a zooplankton-tagokat is (Rotatoria, Crustacea) (PONYI szóbeli közlése).

A táplálékhálózat menti anyagforgalom részletesebb megismeréséhez alapvető adatokkal járultak hozzá a balatoni halak zsírsav-összetételének gázkromatográfiás vizsgálatai. Kimutatták, hogy a halak zsírsavösszetétele nagyban hasonlít a rákfajokéhoz, ami arra utal, hogy a halak zsírsavainak zöme a Crustacea planktonból származik [23, 25]. Néhány adrenerg gátlószer zsírmozgósításra kifejtett hatásának további kísérletes vizsgálatával valószínűsíthető, hogy catecholaminok ugyanazon az adenyl cyclase-CAMP-rendszeren keresztül csökkentik a halak zsírszövetének szabad zsírsavtermelését, amelyen keresztül az emlősökben ugyanezt a folyamatot stimulálják [20]. Tanulmányozva a zsírsavak dinamikáját a „fitoplankton → crustacea plankton → hal” táplálkozási láncolatban, megállapították, hogy a linol és a linolénsav megoszlása növényevő planktonrások és planktonevő halak zsírjában hasonló a fitoplanktonban talált értékekhez [21, 22].

Az eddig feltárt táplálkozási kapcsolatok a Balaton mennyiségileg mindmáig ismeretlen természetes táplálékkészletének mielőbbi felmérését sürgetik. A különböző energiaszinteken történő anyag- és energia-áramlás, illetve akkumuláció sokkal intenzívebb tanulmányozására van szükség ahhoz, hogy a fokozódó környezeti ártalmaknak kitett balatoni ökoszisztémát trofikus vonatkozásaiban mennyiségileg modellezhessük, s a különböző halpopulációk szerepét (niche) körvonalazhassuk.

Populációdinamika

A balatoni halpopulációk dinamikájának megismerésében hiánypótlóak azok az 1968—76 éveken végzett tanulmányok, amelyek különböző halfajok állománystruktúrájának, növekedésének, mortalitásának, átlagos biomasszájának és éves produkció-rátájának konkrét, részletekre terjedő ismeretét eredményezték, lehetőséget nyújtva az alapvető populációparaméterek kvantitatív leírásához.

1965 után a balatoni vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) népessége szembetűnően csökkent a Balatonban. 1969—70-ben különböző vízterületekről gyűjtött példányok pikkelyeinek vizsgálata alapján megállapítható volt, hogy növekedésük a Balatonban egyéb európai vizekhez képest lassú, a negyedik életévig közel azonos növekedési konstanssal jellemezhető. Az állomány zömét kitevő egy- és hároméves példányok éves mortalitási rátája 90% fölötti [5]. Növekedésükben parazita-hatások is érvényesülnek [33].

A fogassüllő számára fontos táplálékot jelentő küsz (*Alburnus alburnus* L.) állománya is csökkent az utóbbi néhány év során. Ezernél több példány vizsgálata alapján az állomány méret szerinti struktúrája tavasszal binodális, amely nyári kompenzálódás után aszimmetrikussá válik. Az állomány döntő többségét egy- és két éves példányok alkotják. Pikkelyévgyűrűkből visszszámított törzshosszak alapján a balatoni küsz növekedése európai viszonylatban lassú. Korábbi balatoni adatokhoz képest lassúbb növekedése valószínűleg a zooplankton és a tó parti öve táplálékbeli elszegényedésének következménye, illetve más halakkal szembeni kompetíció eredménye lehet. Az 1—5 éves korúak alkotta populáció éves mortalitása 74%-os, produkció arányuk (P/\bar{B}) magas, kb. 72% [13].

A *Neogobius fluviatilis* PALL. balatoni növekedését aránylag gyorsnak találtuk [10].

A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) növekedésvizsgálatának eredményei arra utalnak, hogy egyes fejlettségi stádiumában nem talál kielégítő méretű és mennyiségű táplálékot a Balatonban. Az alutápláltságnak tudható be, hogy a fogassüllő-ivadék a ragadozásra való áttérés idején, amikor a testméretek kompenzálódása tapasztalható az állománysűrűségtől függő és méretszelektív mortalitás miatt, általában lassan nő. Az egyedi növekedés alapján az elsőnyaras populáció három csoportra különíthető [7]. Az ivadék produkciója aránylag magas ($P/\bar{B} = 178\%$), átlagos havi pusztulása ugyancsak magas (89%). Az áttelelt, ragadozásra áttért ivadék tavaszi biomasszája alacsony [11, 12].

Idősebb példányok az 1 kg-os testsúlyt az ötödik életévük betöltése után érik csak el [3]. A halászatilag hasznosítható állományrész (3—9 évesek) éves mortalitása átlagosan 65%, biomasszája 6—13 kg/ha közötti. Becsült állománysűrűsége a tóban tíz-húsz példány hektáranként. Átlagos biomasszájának éves produkciója 50%-os, az ivari produkció ennek kb. 10%-át éri el. Kimutatható volt, hogy a planktonalgák által termelt szervesanyagnak kb. 0,065%-a alakul át süllőhússá, tehát a hosszú és gyakori megszakadásokkal jellemezhető tápláléklánc mentén az energiaveszteség igen nagy. A kapott populáció-paraméterek lehetőséget nyújtottak arra, hogy a fogassüllő populációin keresztül folyó energia-transzformációt egyensúlyi egyenlettel írjuk le [11] (2. ábra).

A dévérkeszegről (*Abramis brama* L.) kiderült, hogy európai viszonylatban is gyorsan növekvő populációja népesíti be a Balatont. A korábbi adatokhoz mért gyorsabb testhossz- és testsúlygyarapodása nyilvánvaló következménye az eutrofizálódásnak és a nyíltvízi zoobenthos mennyiségi növekedésének. A 3–7 évesekből álló állományrész éves mortalitása 62%-nak, produktív rátája (P/B) kb. 73%-nak bizonyult [19]. Megfigyelhető volt, hogy a *Ligula intestinalis* plerocerkoidokkal fertőzött dévérkeszeg növekedése különösen első életéve során elmarad az egészséges példányokétól [24].

A 3–11 éves ragadozó őnök (*Aspius aspius* L.) területileg eltérő, általában intenzív növekedése vízminőségbeli különbségekkel okolható. Éves mortalitásuk 48%, produktív rátájuk viszonylag alacsony, kb. 29% [18].

Szörványos megfigyelések a fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) extrém gyors növekedéséről tanúskodnak a Balatonban.

Állománykihasználás-vizsgálatok, hozambecslés

1965 után a fogásszűlő és dévérkeszeg állományának struktúra-változása intenzív kihasználásra utalt. Vizsgálatok folytak a halászati tevékenység populáció-dinamikát befolyásoló hatásának megismerése céljából a populáció-paraméterek, fogásstatisztikai, illetve a halászati tevékenységre vonatkozó egyéb adatok együttes értékelésével. A tavi ökoszisztémában önálló rendszerként modellezhető halpopulációk „moduláló csomópontjainak” ismeretében e természetes szabályozású rendszerek részben mesterséges szabályozásúvá alakíthatók. A halállomány védelme és a nagyüzemi halászat optimalizálása céljából szükségzerű oly stratégia kimunkálása, amelynek révén az állománykihasználás az optimális tartós többlethozam irányában megbízhatóan változtatható. A halászati tevékenység, így a Balaton halállományának konkrét, biológiai termelőképességéhez igazítható, amelynek jelentősége a rohamos környezet- és élővilágbeli változások miatt a balatoni ökoszisztéma optimális üzeme szempontjából rendkívül nagy.

Összegzésként megállapítható, hogy a tó különböző részein fogott szűlő és keszeg mennyisége eltérő, részarányuk viszont az összefogásban eléggé állandó. Beverton és Holt, illetve Ricker-féle „dinamikus készlet modell” alkalmazásával nyert hozam izo-görbék alapján a vizsgált két halfaj populációja kiegyensúlyozott hozamokra és produktóra képes, mely tény tavunk sekély habitusának egyik lényeges limnológiai jellemzője lehet. A maximális tartós hozam a szűlőnél 9–12, a dévérkeszegnél 9–13 éves kor közé esik [14, 15] (3. ábra). Fogásprognózisként kimutatható, hogy a halászat jelenlegi intenzitásának pl. felére csökkentése következtében a különböző korcsoportok hozama a jelenleginek 50%-ot elérő értékével csökkenhet. Ugyanakkor — főleg a fiatalabb korosztályokban — az egységnyi idő alatt lehalászható biomassza a jelenlegit 100%-kal meghaladó mértékben növekedhet. E vizsgálatok tanúsága szerint a táplálékhálózat egyes szintjein felhalmozódó, többlethozamként hasznosítható energia mennyiségi megismerése a természeti készletek kihasználási stratégiájához és az ökoszisztéma védelméhez egyaránt nélkülözhetetlen. Bizonyos ismérveiben teljes rendszernek tekinthető ökoszisztéma diverzitásának, stabilitásának és rugalmasságának (resilience) kutatása a tó biológiai történéseinek globális ismeretéhez elsőrendű fontossággal bír. A halhozamok és az eutrofizációs folyamatok ok-okozati kapcsolatainak felmérése elkövetkező vizsgálatok feladata.

RECENT RESULTS OF ICHTHYOLOGICAL RESEARCH OF LAKE BALATON AND ITS PERSPECTIVES

PÉTER BIRÓ

Studies on fish stock and vital functions of different fish species inhabiting the lake, already formed an integral part of the scientific exploration of Lake Balaton since the turn of this century. The aim of autecological studies started during the 1950s and that of synecological ones in course since the 1960s was to clear up the quantitative relationships of various organisms taking part in the foodweb, as well as their trophic connections and participation in the material and energy flow of the lake. Following the mass fish kill in 1965, beyond the caused loss, the scientific and public demand arisen in connection with the apparent changes in biological conditions of the lake have had a pressing effect on the studies of this field in ecological aspects.

Based on previous publications this review is aspired to present and evaluate recent results achieved in various subjects of ichthyology during the last decade, as well as to outline the perspectives of this field.

Faunistics

In spite of the increasing number of introduced exotics or spontaneously appearing Ponto-Caspian elements, faunistic records showing the alterations in the species composition of the fish fauna inhabiting the lake can hardly be found since that time following certain changes in the fauna took place during the 1930s.

In 1970, the presence of 15 fish species in Lake Hévíz and its outlet have been detected. Among them the mosquito fish (*Gambusia affinis* BAIRD et GIRARD), acclimatized in 1938, was taxonomically revised as *G. affinis* ssp. *holbrooki* GIRARD (BIRÓ, unpubl.).

Earlier the presence of 42 fish species was known in Lake Balaton and its drainage system [17]. Until 1972, five new elements enriched the fish fauna and the number of species presently known is 47. In 1970, the appearance and rapid spreading of *Neogobius fluviatilis* PALLAS, a Ponto-Caspian goby in Lake Balaton, being its most western occurrence in central Europe was observed [6, 10]. In 1971, *Pseudorasbora parva* (SCHLEGEL) as an undesirable, passively introduced exotic with chinese grass-carps got into our lake from the nearby fish-ponds of Zardavár in the district of Fonyód [4].

Our knowledge on Trematodes, Cestodes, Nematodea, Acanthocephala, etc., parasites of Balaton fish as host animals, became more detailed during the parasitological investigations actually qualified as faunistics. Some new species for the fauna of Lake Balaton were described and listed [26, 27, 28, 29, 30, 32]. The parasitic copepods were studied [34] and the contamination by internal parasitic worms of ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) was estimated [33].

Food and food-chain studies

The ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) is stated to be an important member involved the food-chain leading to pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.), the top-predator of the lake. Analyses of stomach and intestinal contents [33]

showed that mostly mud-living and epiphytic Cladocerans, Cyclops spp., as well as Diptera species (chiefly Chironomids) occur in their food. As compared to TÖLG's data [36], the ratio of Amphipods in the food decreased, conversely that of Diptera doubled, which change may indicate the eutrophication of the lake. Spatial and seasonal differences observed in the contamination by internal parasitic worms and in the quality of food showed a close relationship with the rate of growth.

It is well known from earlier studies of TÖLG and WOYNÁROVICH that the pike-perch stock of Lake Balaton is "underfed". Its food-chain is incomplete showing interruptions during the early stages of development of which consequence could be demonstrated by slow and uneven growth. To register the changes within the period since that time on, stomach-content analyses of pike-perch fry drew attention to the different food-supplies of reed-grass stands and that of lake areas uncolonized by macrophytes [35]. It has been established that pike-perch fry feeding on quantitatively and qualitatively richer macrofauna of the reed-grass stands can turn to predation earlier and under favourable circumstances contrary to those inhabiting uncovered water areas. Partly it can be an explanation for the "unbalanced growth" experienced in fry [7].

The food-turnover of pike-perches having 300—500 g body weight have been estimated by analyses of some five thousand stomach contents carried out over five years. Direction and depth of modifications took place after 1965 in the food-composition of Balaton pike-perch were cleared up, and in addition, reliable quantitative data concerning the food consumption were obtained [2, 8, 16]. It could be established that the food consisted of about 10 fish species with the dominance of bleak (*Alburnus alburnus* L.), ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) and the own fry of pike-perch. Five fish species registered for the first time enriched the food of pike-perch. Among them the increasing ratio of *Neogobius fluviatilis* PALL. was characteristic.

The daily food consumed reaches as a rule 1 per cent of the body weight of a 3-year-old and older pike-perch. About 64 per cent of the energy of food annually consumed by the 3—9-year-old catchable stock was utilized for respiration. About 15 to 16 per cent of it was used for production of flesh (growth), and only 1.5 per cent of it was used annually for reproduction according to the assessed energy requirement of active metabolism of the stock [11, 12].

The mass fishkill in 1965 also drew our attention to the accumulation of pesticides along the food-chain. Among the residue components detected in various fish tissues by thin-layer chromatography, the highest amounts were represented by DDT and its decomposition substances, DDE, gamma-HCH, and an unknown factor. Among the organs and tissues, respectively, fatty tissues have accumulated the highest amount of pesticide residues, followed by the liver, eggs and meat [1].

Recent fishkill in Lake Balaton (1975) accounts for studies to a greater extent on physiological action-mechanisms and pathological effects of pesticides, as well as heavy-metals getting into the lake. The extension of spectrum of biotests (bioassay) started for pragmatism of fishkills is also indispensable from the point of water-quality protection.

The question of interspecific competition along the food-web has arisen in connection with regular stockings of eel (*Anguilla anguilla* L.). Analyses of gut contents of eels of various size and age collected at the littoral zone

and open water areas showed that there is a sharp difference between the main food of the eels living in the littoral zone and those inhabiting the open water areas [9]. In the littoral zone among the epiphytic animals various crustaceans (*Asellus*, *Dicerogammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*) constitute the main food, whereas they have no practical importance in the open water (1–1.5 km off shore).

They are replaced by larvae and pupae of *Chironomus* ex gr. *plumosus* L. representing a significant biomass, and besides these the ratio of molluscs (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) and fish are also increased in the food of eels (Fig. 1). Eel production especially at the open water of Keszthely Bay is decisively based on mud of high organic detritus content by the mud-consuming Chironomids. Among others it is also one of the starting points of the food-web leading to pike-perch. Actually the food-supply in the littoral-zone has a decisive importance in respect of the development of fish fry. Food pauperization of this region has been indicated by some signs induced by overall results of biotic and abiotic effects. Consequently, the overstocking of the littoral zone with competitive species may result in the formation of unfavourable trophic relations.

The rapid eutrophication of Lake Balaton ensures favourable feeding conditions for grass-carps. During the analyses of gut contents of 30–50 cm sized white grass-carps (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.), acclimatized in the lake, it has been established that besides phytoplankton, the main food item up to one-year-old stage, they also consume zooplankton (Rotatoria, Crustacea) in a significant extent above 300 g body weight (PONYI, pers. comm.).

Gas chromatographic analyses on fatty-acid composition of Balaton fishes contributed to a more detailed understanding of the material transport along the food-web. It was demonstrated that the fatty-acid composition of planktonic crustaceans is greatly similar to those of fishes suggesting that the bulk of the fats in fishes originates in the crustacean plankton [23, 25]. According to further experimental studies carried out on the effects of some adrenergic blocking agent on the mobilization of fatty acids it was supposed that catecholamines trigger their effect on the free fatty acid production in adipose tissues of fishes through the same adenyl cyclase-CAMP system by which they stimulate the lipolysis and glycogenolysis in mammals [20]. Studying the dynamics of fatty acids in the "phytoplankton → crustacean plankton → fish" food-chain it has been found that the distribution of linoleic and linolenic acids in the fatty acids of herbivore planktonic crustaceans and that of plankton-feeding fish is very similar to those values found in phytoplankton [21, 22].

The trophic relations explored so far press for the earliest possible estimation of the natural food-supply of Lake Balaton that quantitatively has been unknown as yet.

For modelling the trophic aspects of the ecosystem of Lake Balaton suffering ever increasing environmental damages, moreover, to characterize the niche of various fish populations, a more intensive investigation of the pathways of material- and energy flow as well as their accumulation through the successive trophic levels would be necessary.

Population dynamics

To the better understanding of population dynamics of fish inhabiting Lake Balaton, studies carried out during the years 1968–1976 are of great importance. These resulted in the better knowledge of population structure, growth, mortality, average biomass and rate of annual production of several fish species making the quantitative description of some basic population parameters possible.

Following the year 1965, the population number of ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) has drastically decreased in Lake Balaton. According to scalimetric measurements carried out on specimens collected at various water areas of Lake Balaton during 1969–1970, it was shown that their rate of growth is slow as compared to those observed in other waters of Europe. Ruffes in Lake Balaton have nearly the same growth constant during their first 4 years of life. Annual mortality of one- to three-year-old specimens, consisting the overwhelming majority of the population, surpasses 90 per cent [5]. Parasitic effects are also influencing their growth [33].

The population size of bleak (*Alburnus alburnus* L.), the main prey-fish for pike-perch, has also decreased during the last couple of years. According to observations carried out on more than one thousand specimens, the size-structure of the population showed in spring a bimodal distribution which after a summer compensation was transformed to asymmetrical. The bulk of the stock is consisted of one- and two-year-old specimens. On the basis of standard lengths back-calculated from the annuli of scales, the growth of bleak in Lake Balaton is slow even in European relations. As compared to previously published data its slower growth may be the probable result of the pauperism in zooplankton and that of the littoral food-supply, as well as inter-specific competition. Annual mortality of the population consisted of 1–5-year-old fish is about 74 per cent and the rate of production (P/B) is high, about 72 per cent, respectively [13].

The growth of *Neogobius fluviatilis* PALL. in Lake Balaton was found to be relatively fast [10].

The results of growth investigations carried out on pike-perches (*Stizostedion lucioperca* L.) indicate that in certain stages of development they are unable to find enough food of suitable size and quantity. The generally slow growth of pike-perch fry during its change to predation, when the growth compensation due to density dependent and size-selective mortality was observed, is attributable to undernourishment. Pike-perch fry in Lake Balaton may be grouped on the basis of their individual growths — possibly depending on food habit — into three size groups [7]. Rate of production is relatively high (P/B = 178 per cent) and their average monthly mortality is also rather high (89 per cent). The average biomass of fry which survived and turned to predation (aged two-summer-old) is low [11, 12].

Sexually mature pike-perch in Lake Balaton usually attained 1 kg body weight after the fifth year of their life [3]. Annual mortality for the part of population exploited by commercial fisheries (age-groups 3+ to 9+) was 65 per cent and the biomass varied between 6 and 13 kg/ha, respectively. Their estimated population density was 10–20 pike-perch/ha. Annual production of the mean biomass is 50 per cent, and the gonad production reaches about 10 per cent of this total. It can be shown that about 0.065 per cent of organic

matter produced by plankton algae was transformed to pike-perch flesh and gonads.

Accordingly, there is a great energy loss along the extended and discontinuous food-chain. The estimated population parameters made the description of the balanced equation of energy flow through the pike-perch population possible [11] (*Fig. 2*).

It has been observed that, even in European relations, a relatively fast growing bream (*Abramis brama* L.) population inhabits Lake Balaton. As compared to earlier data the faster growth is an evident result of eutrophication and that of quantitative increase of zoobenthos in the open waters. For the part of population consisted of 3–7-year-old individuals, the annual mortality was 62 per cent and the rate of production (P/\bar{B}) proved to be about 73 per cent [19]. It also could be observed that breams invaded with plerocercoids of *Ligula intestinalis* especially during their first five years of life stunt in growth as compared to the sound specimens [24].

The spatially different, but usually intensive growth of 3–11-year-old asps (*Aspius aspius* L.) can be explained by differences in water quality. Annual mortality is 48 per cent and their rate of production is low, about 29 per cent, respectively [18].

Sporadic observations attest an extreme fast growth of white grass-carp (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) in Lake Balaton.

Observations on the exploitation of fish stocks: yield-per-recruit estimates

Alterations in population structures of pike-perch and bream after 1965 referred to an intensive exploitation. In order to estimate the effects of commercial fisheries influencing the population dynamics the basic population parameters, recorded commercial landings and data on fishing effort were studied. Based on these data, fish population models independent within the lake ecosystem itself can be constructed. Knowing their "inflection points" these naturally regulated systems partly can be transformed into semi-artificial ones that are more or less available to be regulated by man. To protect the fish fauna of Lake Balaton and to optimize its exploitation by commercial fisheries an elaboration of such a strategy is needed according to which the exploitation of the pike-perch and bream stocks can be modified towards the maximum sustainable yield or optimum surplus yield. Thus the fishing activity becomes adjustable to the concrete productive potential of the fish stocks of Lake Balaton. These studies would have extreme significance because of biotic and environmental changes concerning the optimal functioning of the ecosystem.

Summarizing the results obtained, it can be established that the amounts of pike-perch and bream caught at different areas of the lake are considerably different, however, their proportion in the total annual catch is basically constant. Based on the yield-isopleth curves determined according to the "dynamic pool model" described by BEVERTON and HOLT, and by RICKER, it has been found that these fish species in Lake Balaton can produce moderate yield-to-man. This fact incarnates one of the most peculiar and limnological characteristics for the shallow habit of our lake. The maximum yield-per-

recruit at first capture (MSY) in pike-perch should occur between ages 9 and 12, while that of in bream between ages 9 and 13 years [14, 15] (*Fig. 3*). For purposes of catch prognosis it can be shown that when reducing the current fishing intensity to its half the yield-per recruits in various age-groups are likely to decrease even by 50 per cent of their present value. Simultaneously, the increment of biomass proportional to catch per unit effort especially in younger generations may surpass 100 per cent of its present level. According to lessons drawn from these investigations the quantitative estimation of pathway of energy flow along the food-web, as well as its accumulation at various trophic levels that might become a harvestable resource to give surplus yield-to-man seems to have been indispensable both in the development of optimal exploitation strategies of natural resources and the protection of the ecosystem. To the global understanding of biological activity of the lake, the knowledge of the ecosystem in some properties as a whole is of outstanding significance. These main indices are the diversity, stability and resilience. The estimation of causal relationships between the fish yields and the processes of eutrophication should be an object of future investigations.

ПЕРСПЕКТИВЫ И НОВЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОЗЕРА БАЛАТОН

ПЕТЕР БИРО

Исследования жизнедеятельности разных видов рыб, рыбной популяции еще в начале нашего столетия органически стали составной частью научного изучения оз. Балатон. Целью начавшихся в 50-х годах автэкологических, а в 60-х годах введенных сынэкологических исследований было изучение количественного взаимоотношения между различными организмами, участвующими в пищевых цепях, их трофических связей, а также выяснение участия этих организмов в обмене веществ и энергии. В 1965-ом году в озере погибло много рыбы, что обратило на себя серьезное внимание и выявило видимые биологические изменения, происходящие в Балатоне. Это и повлияло на развитие этой специальной области в экологического подхода.

Данная работа включает в себя описание результатов новейших ихтиологических исследований, проводимых в последнем десятилетии, оценивает их и намечает перспективы развития этой специальной области науки.

Исследование фауны

В 30-х годах в рыбной фауне озера произошли значительные изменения. Вселились новые виды рыб или спонтанно появились здесь понтические виды. Однако описания изменяющейся рыбной фауны в этот период времени не обнаружено. В 1970-ом году описали 15 видов рыб, живущих в Хэвизском озере и его водостоке. Выяснились сведения о гамбузии (*Gambusia affinis* ВАГНД et СТВАРД), поселившейся в 1938-ом году, установлено, что в действительности подвид (*G. affinis* spp. *holbrooki* СТВАРД) живет в озере и в его стоке.

Ранее в оз. Балатон и его водосборной площади описали 42 вида рыб [17]. До 1972 года описаны пять новых видов, таким образом в настоящее время известно 47 видов рыб, живущих в озере. В 1970-ом году появился и занял большой ареал в озере понтокаспийский вид, бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* PALL. [6, 10]. В 1971-ом году из прудов с. Зардавар завезли вместе с растительными рыбами сорную рыбку *Pseudorasbora parva* [4].

В ходе паразитологических исследований, как одной из форм исследований фауны, многое стало известным о паразитах рыб, таких как Trematodes, Cestodes, Nematodea, Acanthocephala и т. д. Многие паразиты описаны впервые [26, 27, 28, 29, 30, 31, 32]. Проведены исследования паразитирующих видов копепоид [34], а также и зараженность паразитами ерша (*Gymnocephalus cernua* L.) [33].

Изучение пищи в пищевой цепи

Важным членом в пищевой цепи, идущей по возрастающей, для хищника судака (*Stizostedion lucioperca*) является ерш (*Gymnocephalus cernua*). При изучении содержимого пищеварительного тракта ерша установили [33], что самой важной пищей для него являются живущие на дне озера кладоцеры, циклопы и личинки двухкрылых насекомых (главным образом, Chironomidae). По сравнению с 60-ми годами в пище ерша количество Amphipoda уменьшилось, а количество хирономид увеличилось в два раза. Изменение в пищевом спектре может указывать на эвтрофикацию озера. Существует тесная связь между ростом ерша в различных частях озера и пораженностью кишечными паразитами, а также между качеством пищи, которое изменяется по сезонам и местам обитания.

Из ранних работ известно, что популяция судака «низко накормленная». В начальных стадиях развития его пищевой цепи имеется пробел. Это можно проследить по медленному и неровному росту судака. Исследования, проведенные с тех пор [35], обратили внимание на разную пищевую обеспеченность в тиновых и бестиновых частях озера. Автор данной статьи указывает на то, что в тиновых частях озера переход молоди судака на хищный образ жизни происходит быстрее, так как он питается имеющейся здесь качественно и количественно богатой видами макрофауной. Молодь, живущая в бестиновых частях водоема, позднее переходит к хищничеству. Отчасти это может послужить объяснением причины роста молоди.

При изучении 5 тысяч желудков судаков, весом 300—500 г., описали обмен питательных веществ. Удалось регистрировать изменения [1] в питании и пищевом спектре судака, происходящие после 1965 г. Далее определили количественные показатели питания судака [2, 8, 16]. На основании результатов этих исследований установили, что пищу судака составляют 10 различных видов рыб. Доминируют в пище судака следующие: укляка, ерш и их молодняк. В желудке судака обнаружили 5 новых видов рыб. Среди них *Neogobius fluviatilis* PALL. имеет большое значение в пищевом спектре судака. Судак, живущий в оз. Балатон, старше возраста трех лет ежедневно принимает пищу в размере 1% от веса собственного тела. Промысловые стада судака в возрасте 3—9 лет расходуют 64% всей энергии на дыхание, 15—16% — на прирост тела и всего 1,5% — на генеративный обмен [11, 12].

Гибель рыб в 1965-ом году обратила внимание на аккумуляцию пестицидов в пищевой цепи. С помощью метода тонкослойной хроматографии из

тканей разных видов рыб выделено большое количество ДДТ и его распада ДДЕ и γ -НСН. Самое высокое содержание пестицидов было в жировой ткани, затем в печени, икре и в мясе [1]. Самая последняя гибель рыб в оз. Балатон (1975 год) обосновывает необходимость более эффективного изучения поступления и аккумуляции пестицидов и тяжелых металлов, механизмов их действия и патологических последствий. Начали проводиться биотестирования с целью выявления причины гибели рыбы. Расширение спектра этих исследований необходимо также с точки зрения сохранения качества воды.

При интродуцировании угря в оз. Балатон возник вопрос о возможности межвидовой пищевой конкуренции. Анализировали пищевой тракт угрей разного размера и возраста, отловленных в прибрежной и в открытой части озера. Анализ показал, что пища в открытой и в прибрежной части водоема строго различается [9]. В прибрежной зоне пищей угря главным образом служат раки *Asellus*, *Dicorogammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*. Тогда как на расстоянии от берега на 1000—1500 м. как пища они не имеют значения. В этой части озера лишь пища угря состоит из личинок хирономид (*Chironomus* ex gr. *plumosus*), моллюсков (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) и рыб (Рис. 1). В Кестхейском бассейне продукцию угря дают главным образом хирономиды, продукция которых высокая в связи с богатым содержанием в иле органических веществ. Между прочим, последние являются одним из источников пищевой цепи, идущей в направлении к судаку. Обеспеченность пищей прибрежной зоны с точки зрения роста молоди рыб имеет первостепенное значение. В результате действия биотических и абиотических факторов обеспеченность пищей в озере уменьшается. Поэтому уплотненная посадка конкурирующих в пище видов рыб может привести к неблагоприятным трофическим условиям.

Пищевые условия растительноядных рыб озера Балатон оказываются благоприятными в связи с быстрой эвтрофикацией озера. Изучение кишечного тракта интродуцированного в озеро белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.), показало, что особи (длиной 30—50 см.) до однолетнего возраста питаются фитопланктоном, а особи, весом более 300 г., уже в значительном количестве поедают и зоопланктон (Rotatoria, Crustacea) (Пони — устное сообщение).

Изучение состава жирных кислот с помощью метода газовой хроматографии у рыб Балатона дало возможность более точно определить поток веществ в пищевых цепях. Установили, что состав жирных кислот рыб очень похож на таковой у рачкового планктона. Это указывает на то, что рыбы жирные кислоты получают в основном из рачкового планктона [23, 25]. Изучали действие некоторых адреногенных тормозящих веществ на мобилизацию жиров. По этим данным установили, что катехоламины, через систему *adenyl cyclase* — *CAMP*, уменьшают производство свободных жирных кислот в жировых тканях. Однако у млекопитающих катехоламины стимулируют те же процессы [20]. Исследуя динамику жирных кислот, в пищевой цепи фитопланктон-рачковый планктон-рыбы, сделали вывод о том, что распределение линолевой и линоленовой кислот в жирах фильтрующих рачков и рыб, питающихся планктоном, похоже на значения, полученные у фитопланктона [21, 22].

Известные сейчас трофические связи требуют немедленного количественного определения обеспеченности пищей оз. Балатон. Необходимо также интенсивное изучение на разных энергетических уровнях потока веществ и

энергии с целью обеспечения возможности моделирования экосистемы Балатона в трофическом отношении. Таким образом становится возможным описание роли различных рыбных популяций в экосистеме оз. Балатон.

Динамика рыбных популяций

Работы, проводимые в 1968—76 гг., посвящены устранению недостатков в познании динамики рыбных популяций оз. Балатон. Эти работы включают изучение состава популяций, роста, смертности, средней биомассы и нормы годичной продукции. С помощью выше указанных исследований стало возможным количественное описание параметров популяций.

После 1965 года численность ерша в оз. Балатон (*Gymnocephalus cernua* L.) резко уменьшилась. По изученной в 1969—70 гг. чешуе, собранной с особей из различных частей водоема, можно было установить, что ерш в оз. Балатон растет медленнее по сравнению с другими европейскими водоемами. До 4-х летнего возраста рост характеризуется идентичными константами роста. Годовая норма смертности у 1—3х-летних особей составляет свыше 90% [5]. На рост ерша влияют и паразитические действия [33].

В последние годы уменьшилась и численность уклей (*Alburnus alburnus* L.), которая является пищей для судака. Исследование тысячи особей показали, что структура размеров уклей весной бимодальная, а после летней компенсации она становится асимметричной. Популяция уклей в основном состоит из 1—2-х летних особей. По обратному вычислению роста с помощью чешуйных колец получили результат, согласно которому уклей в оз. Балатон растет также медленнее по сравнению с европейскими водоёмами. Причиной медленного роста может служить уменьшение количества пищи в прибрежной зоне, прежде всего зоопланктона, а также пищевая конкуренция других видов рыб. Смертность 1—5-летних популяций составляет 74%, пропорция продукции (P/V) высокая, около 72% [13].

Рост (*Neogobius fluviatilis* PALL.) в оз. Балатон относительно быстрый [10]. Изучение роста молоди судака указывает на дефицит пищи по размеру и количеству в отдельных стадиях развития. При переходе молоди судака на хищный образ жизни наблюдается медленный рост. В это время происходит компенсация размеров тела. По росту однолетнюю молодь можно разделить на три группы [7]. Продукция молоди относительно высокая (P/V = 178%). Высокая также месячная смертность молоди (89%). Весенняя биомасса зимующей молоди, перешедшей на хищный образ жизни, — низкая [11, 12].

Старшие особи достигают веса 1 кг лишь после 5-летнего возраста [3]. Годовая смертность промыслового стада (3—9 лет) в среднем составляет 65%, а биомасса 6—13 кг/га, плотность их составляет 10—20 особей/га. Продукция средней биомассы составляет 50%, причем генеративная провукция достигает 10% этого значения.

Установили, что всего лишь 0,065% органического вещества, производимого водорослями, переходит в мясо судака. Это значит, что в пищевой цепи, идущей к судаку, имеются большие потери энергии. Знание параметров популяции дает возможность описать энерго-трансформации, идущие через популяции судака, с помощью балансного равенства [11], (Рис. 2).

Популяция леща (*Abramis brama L.*) в оз. Балатон растет быстрее по сравнению с другими европейскими озерами. Быстрый рост веса и размеров является прямым следствием эвтрофикации и количественного увеличения зообентоса открытой части водоема. Годовая смертность 3—7-летних лещей составляет 62%, а норма продукции (P/B) составляет приблизительно 73% [19]. Рост леща, пораженного плероцеркоидами лентеца (*Ligula intestinalis*), особенно в возрасте первых 5 лет, отстает от роста здоровых особей [24].

Рост 3—11-летних жерехов (*Aspius aspius L.*) — интенсивный и зависит от места обитания, точнее от качества воды. Годовая смертность — 48%, норма продукции относительно низкая — около 29% [18].

Единичные наблюдения за ростом белого толстолобика указывают на особенно быстрый рост этого вида в оз. Балатон.

Изучение использования рыбных ресурсов

Изменения после 1965 года оценки урожайности в структурах стада судака и леща указывают на их интенсивное использование. Проводились исследования с целью выяснения влияния промыслового действия на динамику популяций. При этом оценивали параметры популяций и статистику уловов. В экосистеме озер рыбные популяции, у которых возможно моделирование самостоятельной системы, частично можно преобразовать в искусственно-регулирующую систему. Для этого необходимо знание модуляционных узлов рыбной популяции. Необходимо выработать такую стратегию, при которой величина рыбного промысла увеличивается в сторону оптимального использования рыбных ресурсов. Таким образом, возможно регулирование промысла по продукционным способностям рыб оз. Балатон, которое имеет большое значение в связи с быстрым изменением животного мира озера, а также с целью оптимальной работы экосистемы оз. Балатон.

В заключение можно сказать, что уловы судака и леща в различных частях Балатона разные, однако участие этих видов в общем улове довольно постоянно. На основании изо-кривых, полученных по «динамическому моделию запаса» (Бивертон, Голт, Риккер), можно сказать, что изучаемые популяции двух видов рыб способны на постоянную урожайность и продуктивность. Это можно принять как возможную линейно логическую характеристику мелководного озера Балатон. Максимальная урожайность наблюдается у судака в возрасте 9—12 лет [14], а у леща — 9—13 лет [15], (Рис. 3). В прогнозе уловов доказано, что снижение данной интенсивности промысла в два раза приведет к тому, что урожайность разных возрастных групп может снизиться на 50%. Тогда как, особенно у младших возрастных групп, биомасса, потраченная за единицу времени, сможет увеличиваться более, чем на 100%. Из результатов выше указанных исследований видно, что установление величины аккумулирующей энергии на отдельных трофических уровнях необходимо с точки зрения защиты экосистемы озера. Первостепенное значение имеет изучение расхождения стабильности и упругости экосистемы для глобального познания биологических действий, происходящих в озере.

Задача последующих исследований состоит в измерении связи причины и следствия, между урожайностью рыб и эвтрофикационными процессами.

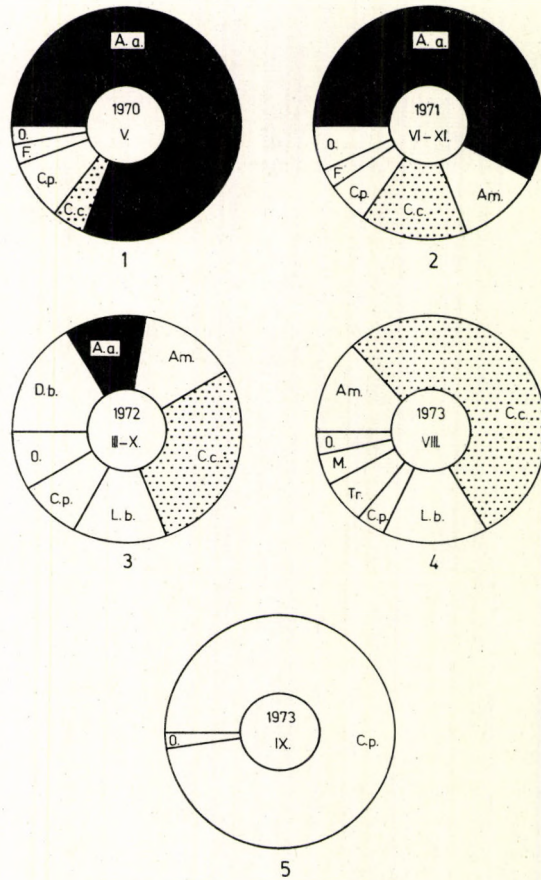
1. BARON, F., F. CSONTI, J. PONYI (1967): Investigations of pesticide residues in fish and other aquatic organisms of Lake Balaton and some aquatic habitats. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 117–128.
2. BIRÓ, P. (1969): The spring and summer nutrition of the 300–500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1968. II. The calculation of the consumption, daily and monthly rations. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 151–162.
3. BIRÓ, P. (1970): Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **37**, 145–164.
4. BIRÓ, P. (1971a): Pseudorasbora a Balatonban. — *Halászat XVIII.* (65.) évf. 2. szám, p. 37.
5. BIRÓ, P. (1971 b): Growth investigation of ruffe (*Acerina cernua* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 131–142.
6. BIRÓ, P. (1972a): *Neogobius fluviatilis* in Lake Balaton — a Ponto-Caspian body new to the fauna of central Europe. — *Journal of Fish Biology* **4**, 249–255.
7. BIRÓ, P. (1972b): First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 101–113.
8. BIRÓ, P. (1973): The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 159–183.
9. BIRÓ, P. (1974a): Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 133–151.
10. BIRÓ, P. (1974b): *Neogobius fluviatilis* a Balatonban — *Halászat XX.* (67.) évf. 6. szám, pp. 173–174.
11. BIRÓ, P. (1975a): Observations on the fish production of Lake Balaton. — *Symp. Biol. Hung.* **15**, 273–279.
12. BIRÓ, P. (1975b): A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) táplálékának, növekedésének és termelésének vizsgálata a Balatonban. — *Kandidátusi értekezés*, p. 205.
13. BIRÓ, P. (1975c): The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Balaton and the assessment of mortality and production rate. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 139–156.
14. BIRÓ, P. (1976a): Lake Balaton: Effects of exploitation, introductions and eutrophication on the percid community. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* (in press)
15. BIRÓ, P. (1976b): Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary . . . — *Proceedings of Second European Congress of Ichthyology, Paris, 7–14 Sept. 1976*, (in press).
16. BIRÓ, P., L. ELEK (1969): The spring and summer nutrition of the 300–500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1968. I. Data bearing relation to the nutritional conditions succeeding the destruction of fish in 1965. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 135–149.
17. BIRÓ, P., L. ELEK (1970): A Balaton halászata és az utóbbi évek ichthyológiai problémái. — *Allattani Közlemények* **57**, 39–49.
18. BIRÓ, P., GY. FÜRÉSZ (1976): The growth of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton and the selective effects of commercial fisheries on population structure. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 47–67.
19. BIRÓ, P., P. GARÁDI (1974): Investigations on the growth and population-structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton, the assessment of mortality and production. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 153–179.
20. FARKAS, T. (1968): The effects of some adrenergic blocking agents on the mobilisation of fatty acids in lower vertebrates. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 127–133.
21. FARKAS, T. (1970): The dynamics of fatty acids in the aquatic food chain, phytoplankton, zooplankton, fish. — *Annal. Biol. Tihany* **37**, 165–176.
22. FARKAS, T. (1971): A possible examination for the differences in the fatty acid composition of freshwater and marine fishes. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 143–152.
23. FARKAS, T., S. HERODEK (1967): Investigations of the fatty acid composition of fishes from Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 139–146.
24. GARÁDI, P., P. BIRÓ (1975): The effect of ligulosis on the growth of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 165–173.
25. HERODEK, S., T. FARKAS (1967): Gas chromatographic studies on the fatty acid composition of some freshwater crustaceans. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 147–152.
26. MATSKÁSI, I. (1967): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton I. (Preliminary Report) Trematodes. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 153–156.

27. MATSKÁSI, I. (1968): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton II. (Monogenoidea). — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 135—139.
28. MÉSZÁROS, F. (1967): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton I. (Preliminary Report). Nematoda. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 157—161.
29. MÉSZÁROS, F. (1968): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 141—144.
30. MOLNÁR, K. (1966): Untersuchungen über die Jahreszeitliches Schwankungen im Balaton mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Proteocephalus*. — *Angew. Par.* **7**, 65—77.
31. MOLNÁR, K. (1962): Halparaziták a Balatonból és tógazdaságokból. — *Annal. Biol. Tihany* **29**, 117—127.
32. MOLNÁR, K., L. BÉKÉSI, Gy. HÁMORI (1968): Untersuchungen über die *Ligula*-Infektion der Ungarischen Fischfauna. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 145—154.
33. PONYI, J., P. BIRÓ, É. MURAI (1972): A balatoni vágódurbines (*Acerina cernua* L.) táplálékáról, növekedéséről és belső parazita férgeiről. — *Parasitologica Hungarica* **5**, 383—408.
34. PONYI, J., K. MOLNÁR (1969): Studies on the parasite fauna of fish in Hungary. V. Parasitic Copepods. — *Parasitologica Hungarica* **2**, 137—148.
35. TÁTRAI, I., J. PONYI (1976): On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 93—104.
36. TÖLG, I. (1960): Untersuchung der Nahrung von Kaulbarsch-Jungfischen (*Acerina cernua* L.) im Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 147—164.

BÍRÓ PÉTER

H-8237 Tihany

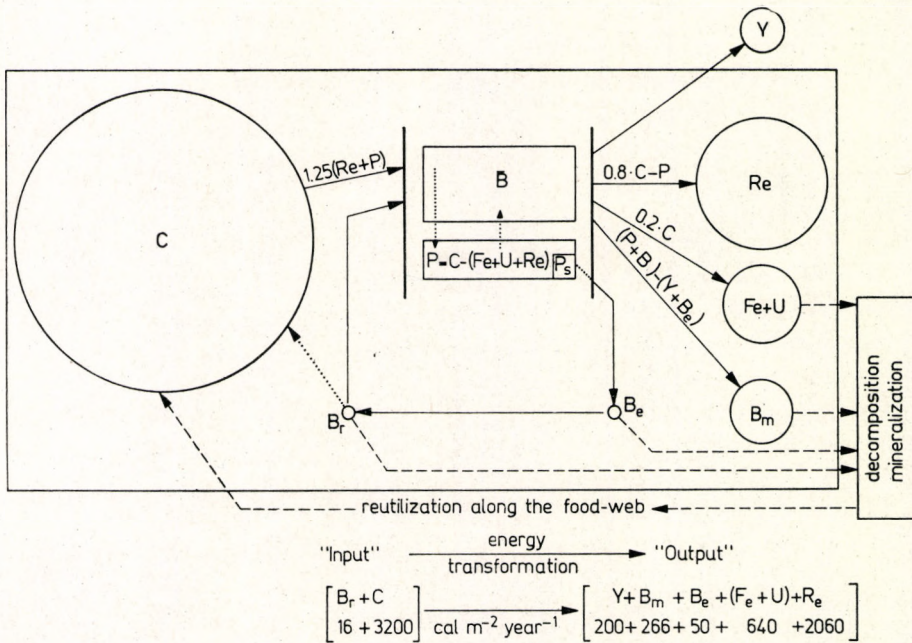
Biológia, Hungary



1. ábra. A Balaton littorális zónáját (1–4) és nyílt vizét (5) benépesítő angolnák (*Anguilla anguilla* L.) táplálékspektruma. A.a. – *Asellus aquaticus*; Am. – *Amphipoda* sp.; C.p. – *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. – *Corophium curvispinum* f. *devium*; L.b. – *Limnomysis benedeni*; Tr. – *Trichoptera* sp.; M – *Mollusca*; F – halfajok; O – egyéb maradvány

Fig. 1. Food spectrum of eels (*Anguilla anguilla* L.) inhabiting the littoral zone (1–4) and open water areas (5) of Lake Balaton. A.a. – *Asellus aquaticus*; Am. – *Amphipoda* sp.; C.p. – *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. – *Corophium curvispinum* f. *devium*; L. b. – *Limnomysis benedeni*; Tr. – *Trichoptera* sp.; M – *Mollusca*; F – fish; O – other remnants

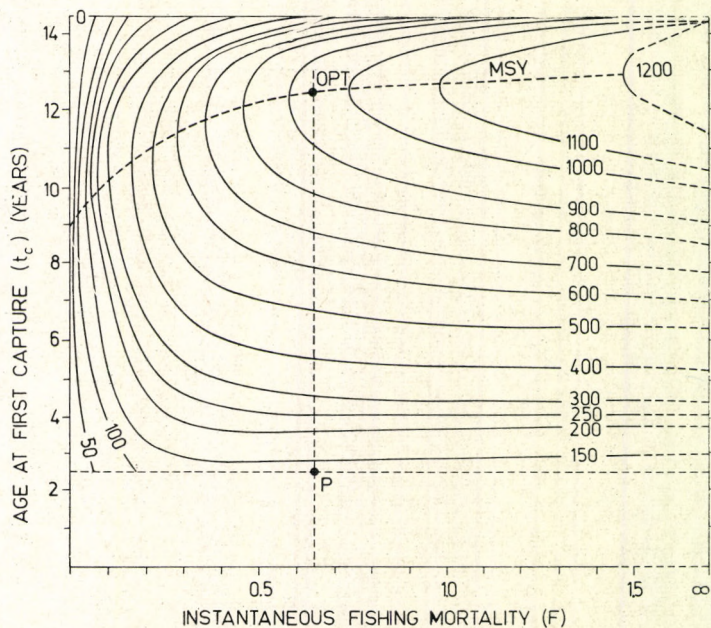
Рис. 1. Спектр питания угря (*Anguilla anguilla* L.) в литоральной зоне озера Балатон (1–4) и в открытой части водоема (5). A.a. – *Asellus aquaticus*; Am. – *Amphipoda* sp.; C.p. – *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. – *Corophium curvispinum*; L.b. – *Limnomysis benedeni*; Tr. – *Trichoptera* sp.; M – *Mollusca*; F – рыбы; O – прочие остатки



2. ábra. A 3–9 éves balatoni fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) populáció energia-transzformálásának sémája és egyensúlyi egyenlete (cal/m²/év). \bar{B} – a fogassüllő-populáció pillanatnyilag állandó állapotú biomaszája; P – produkció; C – táplálékfogyasztás; B_r – utánpótlás biomaszája; Y – hozam; Re – légzés; $Fe + U$ – kiválasztási termékek; B_m – elpusztult halak biomaszája

Fig. 2. The scheme and its balanced equation of energy transformation by the 3–9-year-old pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton (cal/m²/year). \bar{B} – average biomass of pike-perch population instantaneously being in steady state; P – production; C – food consumption; B_r – biomass of recruitment; Y – yield; Re – respiration; $Fe + U$ – excreted materials (feces and urine); B_m – biomass of mortality

Рис. 2. Схема энерготрансформации популяции судака (*Stizostedion lucioperca* L.) (и его балансовое равенство (cal/m²/год). \bar{B} – постоянная биомасса в данный момент популяции судака; P – продукция; C – пищевой рацион; B_r – биомасса пополнений; Y – урожайность; Re – дыхание; $Fe + U$ – фекалии; B_m – биомасса погибших рыб



3. ábra. Háromdimenziós hozam izo-görbék a Balatonban legnagyobb állománnyal rendelkező dévérkeszegre (*Abramis brama* L.). A kontúrvonalak a kifogásra kerülő, adott életkorú dévérkeszeg átlagsúlyának változását mutatják a halászat intenzitásának függvényében. *P*-pont az állománykihasználás jelenlegi szintjét jelzi; *MSY* — a maximális tartós hozam locusa; *OPT* — optimum

Fig. 3. Yield-isopleths for bream (*Abramis brama* L.) having the greatest population in Lake Balaton. The contours show the variations in mean weight of the catchable breams of given ages in the function of fishing intensity. Point *P* indicates the present level of exploitation of the bream stock; *MSY* — locus of maximum sustainable yield; *OPT* — the point of optimum fishing

Рис. 3. Тридимензионные изо-кривые в случае самого многочисленного вида в оз. Балатон (*Abramis brama* L.). Контурные линии показывают связь между средним весом выловленного леща данного возраста и интенсивностью промысла. *P* — использование популяции в данный момент; *MSY* — локус длительной урожайности; *OPT* — оптимум

A BALATONI FITOPLANKTON KUTATÁS ÚJABB EREDMÉNYEI

HERODEK SÁNDOR

A Balaton fitoplanktonjának összetételére és mennyiségére vonatkozóan számos adatunk van. Az első mennyiségi adatok 1933-ból származnak [6]. Rendszeres fitoplankton vizsgálatok folytak a Tihany előtti nyíltvízben 1945, 1947, 1949 és 1951-ben [19, 20, 21, 22]. 1965, 1966 és 1967-ben a vizsgálatok kiterjedtek az egész tóra [23, 24, 25], melynek öt szelvényéről havonta gyűjtöttek mintákat. A számlálás a korábban használt Kolkwitz kamra helyett a hatvanas években már a modern, a fordított optika révén a kisebb termetű algák megfigyelésére is alkalmas Utermöhl mikroszkóppal történt.

Fentiekben csak a legfontosabb, mennyiségi adatokat tartalmazó munkákra utaltunk. Ezekből is látszik, hogy a fitoplankton struktúrája tekintetében a 60-as évek végére a Balaton igen jól kutatott tónak számított. Keveset tudtunk viszont a fitoplankton termeléséről. Ezt az okozta, hogy a fitoplankton termelése korábban olyan alacsony volt, hogy azt O_2 módszerrel nem lehetett mérni, az érzékenyebb ^{14}C módszerrel viszont az Intézet nem volt berendezkedve. Ezért csak 1961 május—szeptemberben az ELTE Növényélettani Intézetével együttműködve mértek a ^{14}C módszerrel termelést a Balatonban [2]. Ekkor Tihanynál május és szeptember között 1 m mélységben 12 alkalommal, a többi medencéből vett vízmintáknál összesen 2 alkalommal mérték a fitoplankton termelését.

Az elsődleges termelés vizsgálatának a tavakban közvetlen gyakorlati jelentősége van. A fokozott műtrágyafelhasználás és a növekvő mennyiségű kommunális szennyvíz hatására számos tóban jelentkeztek a rohamos eutrofizálódás jelei, a trofitás legjobb mutatója pedig az elsődleges termelés intenzitása [18].

1972-ben olyan vizsgálatsorozatot kezdtünk, amelyben egy-egy éven keresztül a tó különböző medencéiben vizsgáltuk a fitoplankton összetételét, mennyiségét és termelését ugyanazokban a vízmintákban [8, 9, 10, 11, 12, 13]. 1972—73-ban a keleti medencében a Tihanyt Siófokkal összekötő egyenesen Tihanytól 2 km távolságra, 1973—1974-ben a Keszthelyi-medence közepén levő ponton, 1974—75-ben a Szigligeti-medencében, a szigligeti kikötőtől 5,5 km-re délre levő ponton végeztük a méréseket. 1976 áprilisában kezdtük meg a középső, Szemesi-medence vizsgálatát a Szemes-Ságpusztá szelvényen a tóközépen (1. ábra).

Tihanynál, Szigligetnél és Szemesnél 25, 100, 200 és 300 cm mélységből,

a sekélyebb Keszthelyi-medencében 25, 100, 200 és 275 cm mélységből vettünk vízmintát. Ugyanezekben a mélységekben, valamint a felszíni levegőn és a fenéken Gemware Submarine Photometer segítségével mértük a megvilágítást.

A vízmintákból 100 ml-t az exponálásra használt normál csiszolatos üvegekbe öntöttük át, a többit rögzítettük az algaszámláláshoz. Az exponálandó mintákhoz 20–20 $\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$ -t adtunk, és a mintákat abba a mélységbe süllyesztettük vissza, ahonnan származtak. A mintákat négy déli óra hosszat (10^{h} – 14^{h}) exponáltuk a tóban, majd sötét dobozban a laboratóriumba szállítottuk őket. Az algákat membrán szűrőre szűrtük és folyadék szcintillációval mértük radioaktivitásukat. Meghatároztuk a víz összes szénsavtartalmát. Ebből és az algák radioaktivitásából kiszámítottuk a fotoszintézis során megkötött szén súlyát. Az egyes vízrétegek termelését összeadva kaptuk az alapterületre számított termelést, az expozíció alatt kapott értékeket pedig a nappal hossza mínusz két óra időtartamra extrapolálva becsültük a napi termelést.

Az algákat TAMÁS GIZELLA Utermöhl mikroszkóppal számlálta és a sejtek térfogatából számította ki a fajok és az egész fitoplankton biomasszáját.

A fitoplankton tömege és összetétele

A fitoplankton tömegére kapott újabb adatokat összevetve a korábbiakkal mindegyik medencében emelkedő irányzatot látunk (2. ábra). Tihanynál az emelkedés 1965 és 1972 között négyszeres volt. A két délnyugati medencében (Keszthely és Szigliget) a fitoplankton tömege többszörösen felülmúlta a Tihanynál talált értékeket. A maximális algatömeg Tihanynál 5, Keszthelynél 13, Szigligetnél 17 g/m^3 volt. A fitoplanktonösszetételében is jelentős különbségek vannak az egyes medencék között. Tihanynál a korábbi évekhez képest nem találtunk feltűnő minőségi változást. Télen és tavasszal a planktont a kovamoszatok uralták, és ezek közül 1972-ben — ugyanúgy mint a negyvenes-hatvanas években — a *Cyclotella bodanica* tette ki a legnagyobb tömeget. Minden nyáron egyértelműen a barázdás moszatokhoz tartozó *Ceratium hirundinella* dominált. Összel a fitoplankton tömege nagyságrendnyit esik, ilyenkor különböző fajok jelenthetik a viszonylag nagyobb tömeget. Keszthelynél és Szigligetnél a 60-as években a tavaszi plankton képe még hasonló volt a tihanyihoz, nyáron azonban már 1965-ben a *Melosira granulata* fonalas kovamoszat, 1966-ban az *Aphanizomenon flos-aquae* kékmoszat okozott vízszineződést. Az elsődleges termelés mérésével párhuzamosan végzett algaszámlálások szerint a Keszthelyi medencében 1973 júniusában a *Cyclotella bodanica* és egyéb kovamoszatok uralkodtak, a tavaszi kép tehát hasonlított az előző évekéhez. Július elejére a *Ceratium hirundinella* jutott uralomra, július közepén viszont, amikor a legnagyobb termelést mértük, nagyon erős *Aphanizomenon flos-aquae* kékmoszat vízvirágzást észleltünk. Augusztus—szeptemberben egyértelműen a *Ceratium hirundinella*, október—novemberben a *Cryptomonas erosa* és a *C. ovata* uralkodott. 1974 januártól ismét megnőtt a *Cyclotella bodanica* mennyisége. Szigligetnél 1974 júniusában a szokásos *Cyclotella bodanica*-s későtavaszi planktont találtuk, június végére előretört a *Ceratium hirundinella*, július elején a *Lyngbya limnetica* kékmoszat jutott uralomra, július végétől szeptember végéig ismét a *Ceratium hirundinella* uralkodott, szeptember végén a meleg időben viszont újra a kékmoszatok, az *Aphanizomenon flos-aquae* és az *Anabaena spiroides* érték el a legnagyobb tömeget.

1974 őszén szokatlanul nagy esőzések voltak. Valószínűleg ennek következtében történt, hogy a két délnyugati medencében, ahova a Balatonba ömlő vizek túlnyomó többsége érkezik, és amelyek a mezőgazdasági területekről igen sok műtrágyát hozhattak, októbertől kezdve a *Nitzschia acicularis* kovamoszat hatalmas vízszíneződést okozott. A kovamoszat invázió valamivel hamarabb kezdődött a Keszthelyi-, és valamivel magasabb értéket ért el a Szigligeti-medencében. Decemberben a szigligeti részen a fitoplankton tömege $9,8 \text{ g/m}^3$ volt, ami példátlanul magas téli érték. Ennek több mint felét tette ki a *Nitzschia acicularis*, ez a hosszú, tűszerű kovamoszat, amelynek egy sejtje mindössze $280 \mu\text{g}$. Az algák mennyisége 17 millió/liter volt, ami egy nagyságrenddel több, mint a szokásos sejtszám.

Fényviszonyok

Vizsgálataink során azt tapasztaltuk, hogy a víz átlátszósága különbözik a Balaton egyes medencéiben. Tihanynál és Szemesnél döntően még a lebegtetett iszap mennyisége szabja meg az átlátszóságot, ezért ez igen változékony, ahogyan arra már korábbi adatok [4, 5, 7] utaltak. A Balaton 600 km^2 felületén erős hullámozás alakul ki, amely fenéig fel tudja kavarni a $3-4 \text{ m}$ mély vizet. Erős viharban Tihanynál 1 m mélyen a felszínre eső fény 2% -át sem találtuk meg, hosszú szélesönd alatt viszont 3 m mélyre is lejutott 20% fény.

Keszthelynél és Szigligetnél, ahol már az algák gátolják a fény behatolását, ritkán jut le a felszínre eső fény 1% -a a fenéig. Ennél alacsonyabb megvilágítás mellett a növények légzése már felülmúlja a fotoszintézist. Korábban a Keszthelyi- és Szigligeti-öböl mélyebb területein is jelentős hínárállomány volt [15, 16]. Vizsgálataink során a mély vízben már nem találtuk meg a hínarost. A jelenséget az algák árnyékoló hatásával magyarázzuk. A korábban hínáros helyeken a hínárnak most jó métert kellene nőnie ahhoz, hogy odáig érjen, ahol már elegendő fény van a növekedéshez. A magyarázattal összhangban van az, hogy a sekély részeken, ahol még elég fény éri a fenéket, megmaradt a hínár.

A fitoplankton termelése

A fitoplankton termelésének mind függőleges megoszlása, mind pedig nagysága igen különböző a Balaton egyes medencéiben (3. ábra). A termelés függőleges profiljának alakulása az átlátszósági viszonyoktól függ. Tihanynál az időjárástól függően még igen változatos alakzatokat találtunk. Erős viharban a legfelső, hosszú szélesönd alatt a legalsó mintában volt a legnagyobb a termelés, a leggyakrabban azonban a felszínen a túl erős megvilágítás fénygátlást okozott, 1 vagy 2 m mélyen alakult ki a maximum és 3 m mélyen a fényhiány miatt már kisebb volt a fotoszintézis intenzitása. Éves átlagban 3 m mélyen az algák feleannyi szövet építettek szervezetükbe, mint 1 m mélyen. Keszthelynél az egyöntetűbbé vált optikai viszonyoknak megfelelően a függőleges fotoszintézis profilok is egyöntetűbbekké váltak. A maximum következetesen a legfelső mintában volt, 1 m mélyen a termelés ennek csak kb. a felét érte el, 2 m mélyen csak kivételesen, a fenéken gyakorlatilag soha nem találtunk termelést. A Szigligeti-medence a görbék alakja szempontjából átmenetet

képez Tihany és Keszthely között, de határozottan a Keszthelyi-medencéhez áll közelebb, hiszen itt is általában a maximum a legfelső rétegben volt, és az esetek nagyobbik részében 2 m alatt már nem találtunk számottevő termelést. A délnyugati medencékben a víz tehát gyakorlatilag állandó jelleggel eufotikus és afotikus rétegre különült el. Ez veszélyes helyzetet teremt, hiszen a felső rétegben termelődő szerves anyag jelentős része planktoneső formájában a fenékre hullik, és ott fogyaszt oxigént, ahol éppen az algák okozta fényhiány miatt nincs oxigéntermelés. Hosszú szélesönd alatt ez idővel az iszapban és a mélyebb vízrétegekben oxigénhiányhoz és az ezzel járó ökológiai katasztrófához vezethet. A fitoplankton termelésének nagysága annyira eltér az egyes medencékben, hogy a 3. ábra részábráin különböző nagyságrendű léptéket kellett használnunk.

Az egyes medencék közötti hatalmas különbség jól látható a 4. ábrán, mely az alapterületre vonatkoztatott elsődleges termelés alakulását mutatja. Az egy négyzetméterre eső legnagyobb napi termelés Tihanyánál 1972-ben 0,6, Szigligetnél 1974-ben 2,6, Keszthelynél 1973-ban 13,6 gramm szén volt. Elméleti megfontolások szerint $600 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{nap}^{-1}$ teljes besugárzás mellett a fitoplankton maximális termelése $13,7 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{nap}^{-1}$ lehet. Bár ez a nagyon szoros egyezés a talált és az elméleti maximum között részben a véletlen műve, hiszen becsléseink hibahatára ennél lényegesen szélesebb, gyakorlati szempontból mégis úgy tekinthetjük, hogy a Keszthelyi-medence termelékenysége csúcsára érkezett, ahol a tápanyagok mennyisége már nem korlátozza a növényi termelést.

A modern limnológia a trofitás mértékéül az 1 m² tófelületre eső elsődleges termelést tekinti. A tavak elsődleges termelés szerinti besorolását RODHE [18] illetve WINBERG [26] munkái alapján az 5. ábra mutatja. Tihanyánál az elsődleges termelés 96, Szigligetnél 301, Keszthelynél 831 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{év}^{-1}$ volt. A tihanyi érték az eutrófia kezdetének, a szigligeti az eutrófia és hipertrófia közötti átmenetnek, a keszthelyi a legsúlyosabb hipertrófiának felel meg. Élőszáyra átszámítva Tihanyánál 96, Szigligetnél 301, Keszthelynél 831 mázsa alga termett hektáronként. A 70-es évek első felében a teljes Balaton fitoplanktonja évente kb. százezer tonna szénét épített szerves vegyületekbe.

Az 1961-es eredményekhez képest az 1972-es tihanyi adatok mintegy másfélszeres emelkedést mutattak, ebben az időszakban tehát ebben a medencében a trofitás viszonylag mérsékelten nőtt. Keszthelynél és Szigligetnél az 1961-ben végzett 2–2 mérés szerint még nem volt magasabb a termelés, mint Tihanyánál. 1973-ban viszont Keszthelynél az éves elsődleges termelés nyolcszor, a maximális napi termelés húszszor, 1974-ben Szigligetnél az éves termelés háromszor, a napi maximum több mint négyszer magasabb volt az 1972-es tihanyi szintnél. Az 1961-es értékeket 3 m-es vízoszlopra extrapolálva tüntettük fel a 4. ábrán. A Keszthelyi-medence tehát, amelybe a Zala, és a Szigligeti medence, amelybe a többi vízfolyások zöme ömlik, gyorsabban eutrofizálódott, mint az északkeleti medencék. Folyamatban levő vizsgálataink szerint viszont a legutóbbi években ezeknek a medencéknek a trofitása is ugrászerűen megnőtt, 1976 júliusában Szemesnél 1,9, Tihanyánál 2,6 $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{nap}^{-1}$ termelést mértünk (6. ábra). Utóbbi érték több mint négyszerese a négy évvel korábban itt talált maximumnak, és a maximális napi termelésen alapuló beosztás [26, 14] szerint már hipertróf értékeknek számít!

Több tó példája mutatja, hogy az eutrofizálódás folyamata megállítható, sőt — igen költségesen bár, de — meg is fordítható [1, 3, 17].

A Balaton környéke hazánk legfontosabb üdülőterülete, melyet nyaranta kétmillióan keresnek fel. A Balaton rohamos eutrofizálódása megállítható, ha a kommunális szennyvizek zömét elterelik a tótól, a többi csak harmadfokú tisztítás után engedik a vízbe, ha gondoskodnak az állattartó telepek szennyvizének megfelelő kezeléséről, ha visszaállítják a Kis-Balatont, hogy a Zala vize annak nádasai között megtisztulva érhesse el a Balatont, ha a közvetlen parti sávban megszüntetik a mezőgazdálkodást, a távolabbi területeken észszerűbb műtrágyafelhasználást és talajvédő földművelést vezetnek be. Vizsgálataink azt mutatják, hogy ezeknek a terveknek a megvalósítására csak egy évtized van, ha az üdülést károsító algásodást el akarjuk kerülni.

RECENT RESULTS OF PHYTOPLANKTON RESEARCH IN LAKE BALATON

SÁNDOR HERODEK

Many data are available on the composition and quantity of phytoplankton of Lake Balaton. The first quantitative data originate from samplings in 1933 [6]. Regular investigations were carried out in the pelagial off Tihany in 1945, 1947, 1949 and 1951 [19, 20, 21, 22]. In 1965, 1966 and 1967 these investigations were extended to the entire lake [23, 24, 25], the plankton was sampled from five sections at monthly intervals. In these years algae were counted instead of the formerly used Kolkwitz chamber, by the Utermöhl microscope, which with its inverted optic enables the observation even of the smaller algae.

Only the most important papers, containing quantitative data could be cited above, but even they prove, that by the end of the 1960s as to the composition of phytoplankton Lake Balaton could be counted among the thoroughly investigated lakes. On the other hand, we had little information on the production of the phytoplankton. It has been too low to be measured by the O_2 method and the Institute was not yet equipped to perform the ^{14}C technique. The ^{14}C technique was first used for measuring production only in May–September 1961 in cooperation with the Institute of Plant Physiology of the Eötvös Loránd University [2], when the production of the phytoplankton was determined at 12 occasions in front of Tihany at 1 m depth, and at 2 occasions in water samples from other basins.

The primary production measurements are of direct practical importance. The increased use of fertilizers in the agriculture and the rising amounts of municipal sewage waters resulted in the rapid eutrophication of many lakes, and the best index of the trophic state is the rate of the primary production [18].

In 1972 we started a programme to study the composition, quantity and production of phytoplankton the whole year around in the different basins of the lake [8, 9, 10, 11, 12, 13]. In 1972–1973 the station was in the Eastern basin two kilometres from Tihany, in 1973–1974 in the middle of the Keszthely basin, in 1974–1975 in the Szigliget basin five and a half kilometres E from the mole of Szigliget, in 1976 in the center of the Szemes basin (*Fig. 1*). At Tihany, Szemes and Szigliget the water was sampled at 25, 100, 200 and 300 cm depth, while in the shallower Keszthely basin at 25, 100, 200 and 275 cm. In these depths, on the surface and at the bottom the illumination was measured by

Gemware Submarine Photometer. 100 ml of the samples were transferred into the flasks used for exposure, the remaining water was fixed and used for the counting of algae. Into the bottles used for exposure $20 \mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$ was injected and they were lowered to the depths from where the samples were taken, and exposed for four midday hours (10^h–14^h). After exposure the flasks were put in a dark box cooled to 4–6 °C and transferred to the laboratory. Then the algae were separated from the water by membrane filters, and their radioactivity was measured by liquid scintillation. The total carbonic acid content of the water was determined, and the weight of carbon fixed by the algae calculated. The production per surface area unit was obtained by the summation of values of the different layers. In order to estimate the daily production the data of the four-hour exposure were extrapolated to the period from sunrise to sunset minus two hours.

The algae were counted by dr. G. TAMÁS using an Utermöhl microscope. The biomass of each species and of the whole phytoplankton were determined by the cell volume method.

Composition and biomass of the phytoplankton

Comparing the recent data with earlier ones (*Fig. 2*) an increase of biomass appeared in the basins. At Tihany a fourfold increase was demonstrated for the period between 1965 and 1972. In the south-western basins the biomass of the phytoplankton was always several times higher than the same at Tihany. The maximal standing crops were 5 g fresh weight $\cdot \text{m}^{-3}$ in the Tihany basin, 13 g fresh weight $\cdot \text{m}^{-3}$ in the Keszthely basin and 17 g fresh weight $\cdot \text{m}^{-3}$ in the Szigliget basin.

Among the basins the composition of phytoplankton differs markedly. At Tihany in 1972 the composition was similar to those of the earlier years. In winter and spring the majority of the plankton were diatoms, and similarly to the 1940s and 1960s *Cyclotella bodanica* yielded the biggest mass. In summer *Ceratium hirundinella* (Pyrrophyta) prevailed. In fall, when the biomass drops with an order of magnitude, different species may form the greatest portion. In the Keszthely and Szigliget basins in the sixties the spring plankton remained still similar to that of Tihany, but the summer phytoplankton was very different, for in 1965 *Melosira granulata* caused a strong discoloration of the water, in 1966 *Aphanizomenon flos-aquae* bloom was observed. In June 1973 in the Keszthely basin *Cyclotella bodanica* and other diatoms prevailed, i.e. the spring composition remained similar to those of the earlier years. Early July was dominated by *Ceratium hirundinella*, while at mid-July, when the highest production was measured, a strong *Aphanizomenon flos-aquae* bloom was observed. In August–September *Ceratium hirundinella*, in October–November *Cryptomonas erosa* and *Cryptomonas ovata* dominated. From January 1974 on *Cyclotella bodanica* increased again.

In the Szigliget basin the usual *Cyclotella bodanica* dominating spring plankton was found in June 1974. By the end of June *Ceratium hirundinella*, in early July the blue-green *Lyngbya limnetica*, in late July and early September again *Ceratium hirundinella* dominated. The end of September was warm, and great biomass was formed again by blue-green algae: *Aphanizomenon flos-aquae* and *Anabaena spiroides*.

In the autumn of 1974 there were heavy rains. Most of the water inflows of the lake reach the south-western basins. Here from October on an enormous *Nitzschia acicularis* invasion was observed, perhaps as a result of the increased fertilizer load. This diatom invasion started somewhat earlier in the Keszthely basin, but its peak appeared in the Szigliget basin, where in December the biomass of the phytoplankton attained an unprecedented winter value of 9.8 g fresh weight \cdot m⁻³. More than half of this amount was formed by *Nitzschia acicularis*. This is an elongated, needle like diatom, one cell of which weighing only 280 μ g. The number of algae was 17 million individuals per litre, which is with one order of magnitude higher than the usual value.

Light conditions

The transparency of the water differed in the basins of the lake. In front of Tihany and Szemes the transparency is basically a function of the amount of the suspended mud, therefore rather variable, as indicated already by earlier data [4, 5, 7]. The huge surface area of 600 km² enables the development of strong waves swirling up the bottom of the only 3—4 m deep lake. In a storm at Tihany in 1 m depth the illumination was less than 2 per cent of that of the surface, while during a long calm 20 per cent of the light penetrated to 3 m depth.

In the Keszthely and Szigliget basins, where transparency is limited already by the algae, 1 per cent of the surface light reaches but very seldom the bottom. Below this value the photosynthesis is lower than the respiration of the plants. In earlier years dense stands of submerged aquatic plants were found even in the deeper areas of the Keszthely and Szigliget basins [15, 16]. In 1973 we found no submerged plants in the deeper water. This may be due to the shading effect of the phytoplankton. The submerged macrophytes should have to grow in the deeper parts more than 1 m to reach as much light as necessary for a photosynthetic rate higher than the respiration. This interpretation is supported by the fact that in the shallower areas, where sufficient light reached the bottom, the submerged vegetation persisted.

Production of the phytoplankton

Both the vertical distribution and the magnitude of the primary production differs in the different parts of the lake (*Fig. 3*). The vertical profile of the photosynthesis depends on optical conditions. In the Tihany basin this varies according to actual weather conditions. The maximal production was found in storm in the uppermost, during long calm in the lowest samples. Most frequently at the surface there is photoinhibition due to excessive light, the maximum is at 1 or 2 m, and at 3 m the photosynthesis is significantly decreased by the insufficient illumination. In yearly average the algae fixed half as much carbon at 3 m than at 1 m depth.

In the Keszthely basin, corresponding to the more stabilized optical conditions, the vertical profile of the primary production became also more uniform. The maximum was consequently in the uppermost sample. At 1 m

the production reached only about half of it, at 2 m production was found only in exceptional case, at the bottom never.

In the Szigliget basin the vertical profile of photosynthesis is an intermediate between those in the Tihany and Szigliget basins, but somewhat more similar to the situation in the Keszthely basin, as the maximum is usually in the uppermost layer, and in the majority of cases no appreciable photosynthesis occurred below 2 m. In the south-western basins the water is separated to euphotic and aphotic zones. This results in a dangerous situation, because the organic material, produced in the upper layer sediments to the bottom, and its decomposition consumes oxygen in a place, where due to the shading effect of the algae no oxygen is produced. During a long calm period this may lead in the deeper water and in the mud to anaerobic conditions with the corresponding ecological catastrophe. The production in the individual basins diverged to such an extent, that in *Fig. 3* scales of different orders of magnitude must have been used for them.

The great differences among the basins are demonstrated also in *Fig. 4*, showing the annual cycle of primary production per unit surface area. The maximal daily productions were $0.6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Tihany in 1972, $2.6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Szigliget in 1974 and $13.6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Keszthely in 1973. The theoretical maximum of the primary production of the phytoplankton by $600 \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ total irradiation is $13.7 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. Even if this rather close agreement of the theoretical maximum and the value obtained by us may be ascribed in part to a matter of chance, practically the Keszthely basin is a water body which attained the top of its productivity, where the primary production is no more limited by the availability of nutrients.

Modern limnology considers the primary production per unit surface area as the measure of the trophic state. The productivity ranges of the trophic categories are given in *Fig. 5* [18, 26]. The annual productions were $96 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Tihany, $301 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Szigliget and $831 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Keszthely. The value at Tihany corresponds to a mild eutrophic production, the Szigliget basin is in an intermediate position between eutrophic and hypertrophic levels, the Keszthely basin is in the heaviest hypertrophic state. In fresh weight of algae the productions correspond to about $10 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ at Tihany, $30 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ at Szigliget and $83 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ at Keszthely. At the time of these investigations the total production of the lake was about $10^5 \text{ t C} \cdot \text{year}^{-1}$.

In 1972 the production at Tihany was one and a half times higher than in 1961, i.e. here in this period the productivity increased but moderately. In 1961 the production in the Keszthely and Szigliget basins, according to the 2 measurements each, was not yet higher than at Tihany. In 1973 at Keszthely the annual primary production was eight times, the maximum daily production twenty times, in 1974 at Szigliget the annual production was three times, the maximum daily production was four times higher than the corresponding values in 1972 at Tihany. In *Fig. 4* the values of 1961 are extrapolated to a water column of 3 m. According to these data the eutrophication of the Keszthely basin, met by the river Zala, and of the Szigliget basin, receiving most of the other inflowing waters eutrophicated more rapidly than the north-eastern basins. However, according to the investigations now in progress, in the very last years the productivity of these basins suddenly increased, too. In July 1976 the maximum daily productions were $1.9 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Szemes and $2.6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ at Tihany. The latter value is more than four times higher than

the maximum found four years earlier, and according to the classification based on the maximum daily production [14, 26] it corresponds to the hypertrophic level (*Fig. 6*).

The cases of many lakes prove that eutrophication can be stopped, and if it involves heavy expenses it can even be reversed [1, 3, 17].

In Hungary the Balaton region is the most important recreational area. It is visited by 2 million people in each summer. To stop racing eutrophication it is necessary to divert the major part of the municipal sewage waters from the drainage area of the lake, and to remove the phosphate from the remaining part before it reaches the lake. The manure problems of the livestock raising centres must also be solved. It is important to restore the Kis-Balaton, whose reeds are supposed to remove the silt and nutrients from the water of Zala river. Agriculture by the lake shore should be interdicted. Effective soil protection and strict control in the use of fertilizers in the whole drainage area are of primary importance.

The results presented in this paper suggest that for all these projects we have but one decade if we want to prevent the serious deterioration of water quality.

НОВЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЛАТОНСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА

ШАНДОР ХЕРОДЕК

Имеются многочисленные данные о количественном и качественном составе фитопланктона оз. Балатон. Первые количественные данные о фитопланктоне были получены ещё в 1933 году [6]. Регулярно проводились исследования фитопланктона в открытой части водоёма перед Тиханью в 1945, 1947, 1949 и в 1951 годах [19, 20, 21, 22]. В 1965, 1966 и в 1967 годах исследования проводились по всей территории озера [23, 24, 25], пробы брали ежемесячно на 5-ти сечениях. Подсчет водорослей проводился в 60-ых годах, но не с помощью камеры Колквича, а с использованием современного микроскопа Утермела (*Utermöhl*), имеющего обратную оптику, что дает возможность подсчета и мелких форм водорослей.

Выше указаны только те работы, которые содержат самые важные количественные данные, из которых видно, что в отношении структуры фитопланктона Балатон, в конце 60-ых годов, оказался хорошо изученным озером. Однако продукция фитопланктона была исследована незначительно. Причиной этого являлась низкая продукция фитопланктона, которую невозможно было измерить с помощью методики O_2 , а для использования более точной методики ^{14}C в то время Институт не был оборудован. Поэтому только в мае—сентябре 1961-го года совместно с Институтом физиологии растений Будапештского Университета была измерена продукция в оз. Балатон с помощью методики ^{14}C [2].

В это время (с мая до сентября) у Тихани 12 раз, а в остальных бассейнах всего 2 раза определяли продукцию фитопланктона по пробам, взятым с глубины один метр. Исследования первичной продукции в озерах имеют огромное значение. В результате усиленного использования минеральных

удобрений и увеличивающегося количества коммунальных сточных вод во многих озерах появляются признаки быстрой эвтрофикации. Самым надежным показателем эвтрофикации является интенсивность первичной продукции [18].

В 1972 году начали серию исследований, с помощью которых изучали состав фитопланктона, его количество, продукцию в различных бассейнах озера [8, 9, 10, 11, 12, 13]. В 1972—1973 гг. в восточном бассейне в двух километрах от Тихани, в 1973—1974 гг. — в центре Кестхейского бассейна, в 1974—1975 гг. — в Сиглигетском бассейне проводили измерения в четырех километрах южнее причала.

В апреле 1976 года начаты исследования Семешского бассейна, а также на середине сечения Семеш-Шагпуста (Рис. 1).

У Тихани, Сиглигета и Семеша пробы из озера были взяты на глубине 25, 100, 200 и 300 см., а в более мелком Кестхейском бассейне — на глубине 25, 100, 200 и 275 см. На этих же глубинах, а также на воздухе и на дне измеряли освещенность с помощью фотометра (Gemware Submarine Photometer). Взятые из проб 100 мл воды переливали в обыкновенные бутылки с притертостью, которые обычно использовали при экспонировании. Остальное количество пробы фиксировали для подсчета водорослей. К будущим экспонированным пробам добавляли 20—20 $\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$, затем их помещали на те же самые глубины, откуда они были взяты. Длительность экспозиции проб в озере была равна 4 часам (с 10 до 14 час.), после чего пробы доставляли в лабораторию Института в темных коробках. Водоросли отфильтровывали через мембранный фильтр и с помощью жидкостного сцинтиллятора измеряли их радиоактивность. Определяли общее углекислотное содержание воды. Сопоставляя эти данные с результатами измерения радиоактивности водорослей, вычисляли вес углерода, связываемого при фотосинтезе. Суммируя продукцию отдельных водных слоев, получали продукцию данной площади. Значения, полученные в течение экспозиции, экстраполировали на продолжительность светлого дня минус два часа. Оценивали продукцию за один день. Подсчет водорослей проводился Гизеллой Тамаш с помощью микроскопа Utermöhl. Исходя из объема отдельных клеток, она вычисляла биомассу отдельных видов и всего фитопланктона.

Масса и состав фитопланктона

Сравнивая полученные нами данные о массе фитопланктона с прежними значениями, заметна тенденция к повышению массы фитопланктона (Рис. 2). Масса фитопланктона у Тихани увеличилась в 4 раза за период времени между 1965 и 1972 гг. В двух югозападных бассейнах (Кестхей и Сиглигет) масса фитопланктона во много раз превысила массу, полученную у Тихани. Максимальная водорослевая масса у Тихани была равна 5, Кестхейе — 13, Сиглигете — 17 г/м³. Значительные расхождения в составе фитопланктона получены в отдельных бассейнах, однако существенных качественных различий в составе фитопланктона у Тихани не обнаружено при сопоставлении с предыдущими годами. Зимой и весной в планктоне доминировали диатомовые водоросли. Среди них в 1972-ом г. также, как и в 40-х и в 60-х годах, *Cyclotella bodanica* давала самую большую массу. Каждое лето доминировал вид *Ceratium hirundinella*. Осенью масса фитопланктона понижается на один

порядок. В это время разные виды могут давать относительно большую массу. В 60-х годах состав весеннего планктона у Кестхейя и Сиглигета ещё был похож на состав планктона у Тихани. Однако летом в 1965-ом году *Melosira granulata*, а в 1966-ом году *Aphanizomenon flos aquae* послужили причиной цветения воды. Подсчет водорослей, проведенный параллельно с измерением первичной продукции, показал, что в июне 1973-его года в Кестхейском бассейне доминировали *Cyclotella bodanica* и другие диатомовые водоросли.

Это значит, что весенний состав фитопланктона был аналогичен составу фитопланктона прошлых лет.

В начале июля доминирующим видом был *Ceratium hirundinella*, а в середине июля получили самую высокую первичную продукцию за счет *Aphanizomenon flos-aquae*. Было отмечено цветение воды.

В августе—сентябре однозначно доминировали *Ceratium hirundinella*, а в октябре—ноябре *Cryptomonas erosa* и *C. ovata*. С января 1974 г. опять повысилось количество *Cyclotella bodanica*. В июне 1974 г. у Сиглигета находили обычно поздний весенний вид *Cyclotella bodanica* к концу июня появился вид *Ceratium hirundinella*, а в начале июля доминировала *Lyngbya limnetica* сине-зеленая водоросль. Начиная с конца июля и до конца сентября, опять доминировал вид *Ceratium hirundinella*. В теплое время, в конце сентября, снова доминировали сине-зеленые водоросли, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabana spiroides* давали самую большую массу фитопланктона.

Осенью 1974-ого года прошло необычайно много дождей. Вероятно из-за этого в двух юго-западных бассейнах, куда втекает большинство рек, впадающих в Балатон, и которые, вероятно, могли принести с собой из сельскохозяйственных угодий много минеральных удобрений, вследствие чего, начиная с октября месяца *Nitzschia acicularis* вызывала большое цветение воды. Инвазия диатомовых водорослей в Кестхейском бассейне началась немного раньше, а тогда же в Сиглигетском бассейне достигла более высокого уровня. В декабре биомасса фитопланктона в окружности Сиглигета была 9,8 г/м³, что довольно значительно для зимнего периода. Более чем половину этой биомассы давала длинная игловидная водоросль, биомасса которой составляла всего 280 мкг. Плотность водорослей составила 17 мг/л воды. Это значение на один порядок выше, чем обычно.

Световые отношения

В ходе наших исследований было установлено, что прозрачность воды различна в отдельных бассейнах Балатона. На прозрачность воды у Тихани и Семеша влияет количество взвешенных частиц ила, поэтому она сильно варьирует. На это явление указывали уже ранние работы [4, 5, 7]. На 600 км²-ой водной поверхности Балатона образуется сильное волнение, которое до дна сможет смешать 3-х—4-х-метровую глубину воды. При сильном ветре у Тихани на глубине 1 м нашли всего 20% поверхностного света. Тогда же при безветренной, длительной тихой погоде обнаружили 10% поверхностного света на глубине — 3 метра.

У Кестхейя и Сиглигета на дне редко можно было измерять более 10% поверхностного света, что, по-видимому, обусловлено препятствиями, создаваемыми водорослями. Ниже уровня такой освещенности дыхание расте-

ний уже превосходит фотосинтез. Раньше в глубинных частях Кестхейского и Сиглигетского бассейнов было больше тины [15, 16]. В настоящих исследованиях мы уже не обнаружили тину в глубинных частях озера. Это явление объясняется затеняющим действием водорослей. На ранее затененных местах теперь тина должна вырасти более чем на 1 м для того, чтобы достичь такой высоты в толще воды, где имеется достаточно света для её роста. Наше объяснение подтверждает то обстоятельство, что в мелких частях озера, где имеется достаточно света, тина хорошо растет.

Продукция фитопланктона

Величина и вертикальное распределение продукции фитопланктона в разных бассейнах оз. Балатон сильно различаются (рис. 3). Вертикальный профиль продукции зависит от степени прозрачности. У Тихани при сильном ветре продукция в самой верхней пробе была самой высокой, а в тихое время — самой низкой. Очень часто на поверхности воды сильное освещение вызывало световое торможение. Интенсивность фотосинтеза наблюдалась на глубине 1 или 2 метра, а на глубине 3 м интенсивность фотосинтеза из-за недостатка света была меньшей. В среднем за год водоросли на глубине, равной 3 метрам, поглотили углерода наполовину меньше, чем на глубине, равной 1 метру. У Кестхейя в соответствии с однородностью оптических условий вертикальные фотосинтетические профили стали однородными. Максимум продукции регистрировали в самой верхней пробе, на глубине 1 м — половину этой продукции, на глубине 2 м — редко, а на дне практически никогда не регистрировали продукцию. Сиглигетский бассейн по форме кривых является как бы промежуточным между Кестхейем и Тиханью. Однако он ближе всего стоит к Кестхейскому бассейну потому, что и здесь максимум продукции находили в верхнем слое воды и в большинстве случаев ниже глубины 2 м уже не регистрировали значительный фотосинтез. Вода в юго-западном бассейне практически постоянно разделяется на эвфотические и афотические слои. Это приводит к тревожному сигналу и положению, так как продуцированное в верхних слоях органическое вещество в виде планктонного дождя падает на дно и таким образом там поглощает кислород, где из-за недостатка света водоросли не продуцируют кислород. При длительной тихой погоде это явление может привести в нижних слоях воды и на дне озера к дефициту кислорода и к экологической катастрофе. Величина продукции фитопланктона настолько различная в отдельных бассейнах, что на рис. 3 мы вынуждены были использовать разные масштабы.

Различие между отдельными бассейнами хорошо видно на рис. 4, где изображена первичная продукция на единицу площади водной поверхности. Максимальная продукция за один день на 1 м² у Тихани в 1972 г. была 0,6, у Сиглигета в 1974 г. — 2,6, у Кестхейя в 1973 г. — 13,6 г. углерода. Теоретически максимальное количество продукции фитопланктона составило 13,7 гС/м²/день при 600 кал/см²/день при полной освещенности. Хотя совпадение теоретических и измеряемых данных может быть частично и случайным, однако с практической точки зрения все-таки, учитывая обстоятельства, продуктивность Кестхейского бассейна достигла своей вершины.

Оценка трофичности по современной лимнологии — это величина первичной продукции на 1 м² водной поверхности. Классификация озер по первичной продукции на основании работ [18, 26], представлена на рис. 5.

Количество первичной продукции у Тихани было 96, Сиглигета — 301, Кестхейя — 831 гС/м²/год. Первичная продукция у Тихани соответствует началу эвтрофикации, у Сиглигета — переходу между эвтрофией и гипертрофией, а у Кестхейя — самой серьезной гипертрофии. Биомасса за счет водорослей у Тихани составила 96, у Сиглигета 301, а у Кестхейя 831 центнер с гектара. Вес фитопланктона оз. Балатон в первой половине 60-х годов ежегодно составлял 100 тыс. тонн углерода, поглощенного органическими соединениями.

В 1972-ом году значение первичной продукции в полтора раза было выше по сравнению с 1961 г. В этот период трофичность росла умеренно. По 2 измерениям в 1961-ом году первичная продукция у Кестхейя и Сиглигета еще не превысила таковой у Тихани. Однако в 1973-ем г. годовая первичная продукция у Кестхейя возросла в восемь раз, а максимальная дневная продукция — в двадцать раз по сравнению с результатами, полученными у Тихани в 1972 г. Эти значения у Сиглигета соответственно в три-четыре раза превысили продукцию, измеренную у Тихани. Экстраполированные значения на 3-х метровой глубине воды изображены на *рис. 4*. Видно, что эвтрофикационные процессы в Кестхейском бассейне, куда впадает р. Зала, и в Сиглигетском бассейне, куда впадает большинство рек, происходят быстрее, чем в северо-восточных частях озера. Однако в последние годы, по измерениям, проводимым в настоящее время, существенно возросла трофичность в этих бассейнах озера. Например, в июле 1976 г. у Семеша получили 1,9, а у Тихани — 2,6 гС/м²/день продукции (*Рис. 6*). Последнее значение более, чем в 4 раза превышает максимальное значение, полученное здесь 4 года назад. По шкале, основанной на измерениях максимальной продукции за день [14, 26], это значение считается уже гипертрофным!

Имеются многочисленные примеры, когда эвтрофикационные процессы озер можно остановить, даже при больших капиталовложениях этот процесс можно сделать обратимым [1, 3, 17].

Побережье оз. Балатон — самое важное курортное место в Венгрии, где ежегодно бывает 2 млн. отдыхающих и туристов. Интенсивную эвтрофикацию оз. Балатон можно остановить в том случае, если большинство коммуникационных сточных вод отвести от озера, а остальную часть очищать до третьей степени чистоты, и после этого спускать в озеро, если заботиться об обработке сточных вод животноводческих ферм, если восстановить Малый-Балатон для того, чтобы очищенная его тростником река Зала смогла втекать в оз. Балатон, если запретить сельскохозяйственную деятельность в непосредственной прибрежной зоне озера, если ввести на отдаленных земельных участках рациональное использование минеральных удобрений и земледелие по защите почвы.

Исследования показали, что в целях избежания дальнейшей эвтрофикации озера, вредящей курорту, имеется всего лишь один десяток лет на выполнение намеченных планов.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

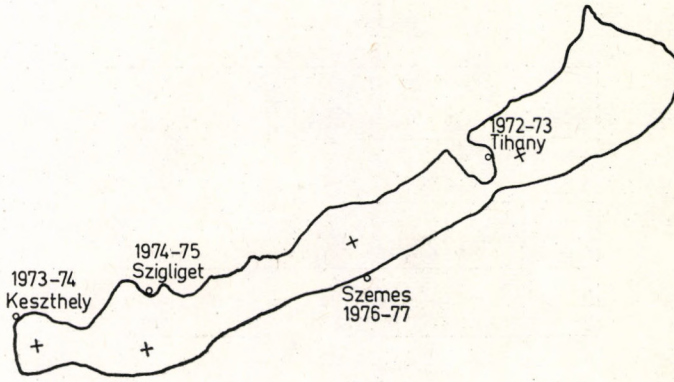
1. Björk, S. (1972): Swedish lake restoration program gets results. — *AMBIO* 1, 153—165.
2. Böszörményi, Z., Cseh E., Felföldy L., Szabó E. (1962): A Balatonban C¹⁴-módszerrel végzett fotoszintézis mérés módszertani kérdéseiről. — *Annal. Biol. Tihany* 29, 39—63.

3. EDMONDSON, W. T. (1968): Water-quality management and lake eutrophication: The Lake Washington case. — *In: Water resources management and public policy*. University of Washington Press, Seattle, pp. 139–178.
4. ENTZ, B., FILLINGER M. (1961): Adatok a Balaton fényklímájának ismeretéhez. (A víz zavarosságának okairól és kihatásairól.) — *Annal. Biol. Tihany* **28**, 49–89.
5. ENTZ, B., FILLINGER M. (1962): Adatok a Balaton fényklímájának ismeretéhez II. (Fényviszonyok a hóborította befagyott Balaton-vízben.) — *Annal. Biol. Tihany* **29**, 65–74.
6. ENTZ, G., J. KOTTÁSZ, O. SEBESTYÉN (1937): Quantitative Untersuchungen am Bioeston des Balatons. — *Magy. Biol. Kut. Int. Munkái* **9**, 73–153.
7. FELFÖLDY, L., Zs. KALKÓ (1958): A vízalatti fényviszonyok és a fotoszintézis összefüggése a Balatonban 1957 nyarán. — *Annal. Biol. Tihany* **25**, 303–329.
8. HERODEK, S., J. OLÁH (1973): Primary production in the frozen Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 197–206.
9. HERODEK, S., G. TAMÁS (1973): The primary production of phytoplankton in Lake Balaton April–September 1972. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 207–218.
10. HERODEK, S., G. TAMÁS (1974): The primary production of phytoplankton in Lake Balaton October 1972–March 1973. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 205–216.
11. HERODEK, S., G. TAMÁS (1975a): Phytoplankton production in Lake Balaton. — *Symp. Biol. Hung.* **15**, 29–34.
12. HERODEK, S., G. TAMÁS (1975b): The primary production of phytoplankton in the Keszthely basin of Lake Balaton in 1973–1974. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 175–190.
13. HERODEK, S., G. TAMÁS (1976): A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása. — *Hidrológiai Közlemény* 1976, 219–228.
14. HÜBEL, H. (1971): Primärproduktion des Phytoplanktons. ¹⁴C-oder Radiokohlenstoffmethode. — *In: Ausgewählte Methoden der Wasseruntersuchung*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
15. KÁRPÁTI, I. (1972): Hínárállományok primér produktációjának kutatása a Szigligeti-öbölben. — *Vízgazdálkodási Tudományos Kutató Intézet Tájékoztatója*, 72–73.
16. KÁRPÁTI, I., Gy. VARGA (1970): A Keszthelyi-öböl hínárvegetációja kutatásának eredményei. — *A Keszthelyi Agrártudományi Főiskola Közleményei* **12**, No. 5, 1–67.
17. MATHIESEN, H. (1971): Summer maxima of algae and eutrophication. — *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* **19**, 161–181.
18. RODHE, W. (1969): Crystallization of eutrophication concepts in Northern Europe. — *In: Eutrophication: causes, consequences, correctives*. National Academy of Sciences, Washington D.C.
19. SEBESTYÉN, O. (1953): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonban. II. Évtizedes változások. — *Annal. Biol. Tihany* **21**, 63–89.
20. SEBESTYÉN, O. (1954): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonon III. Pelagikus *Dinoflagellaták* biomasszája. — *Annal. Biol. Tihany* **22**, 185–197. (Módszertani tanulmány)
21. TAMÁS, G. (1954): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonon. IV. A negyvenes évek fitoplanktonjáról. — *Annal. Biol. Tihany* **22**, 199–225.
22. TAMÁS, G. (1955): Mennyiségi planktontanulmányok a Balatonon. VI. A negyvenes évek fitoplanktonjának biomasszája. — *Annal. Biol. Tihany* **23**, 95–109.
23. TAMÁS, G. (1967): Horizontale Plankton-Untersuchungen im Balaton. V. Über das Phytoplankton des Sees, auf Grund der im Jahre 1965 geschöpften und Netzfilterproben. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 191–231.
24. TAMÁS, G. (1969): Horizontal plankton investigations in Lake Balaton, based on scooped samples and filtrates taken in 1966. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 257–292.
25. TAMÁS, G. (1972): Horizontal plankton studies in Lake Balaton, based on scooped samples and filtrates taken in 1967. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 151–188.
26. WINBERG, G. G. (1961): Винберг, Г. Г.: Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов. Первичная продукция морей и внутренних вод. — Издательство Министерства Высшего, Среднего Специального и Профессионального Образования БССР, Минск.

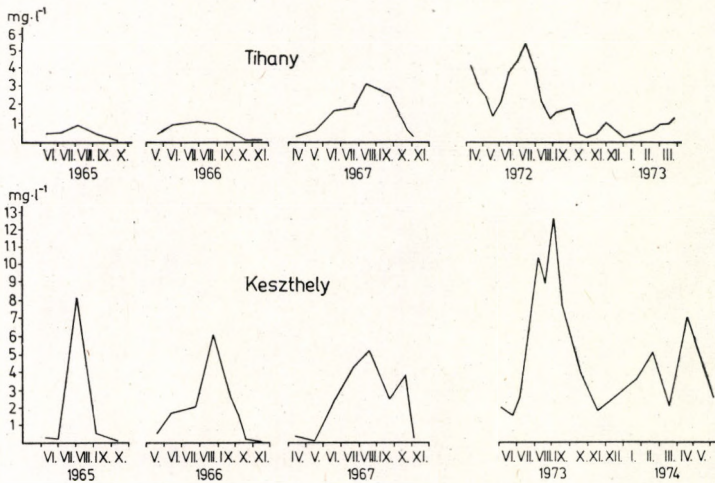
HERODEK SÁNDOR

H-8237 Tihany

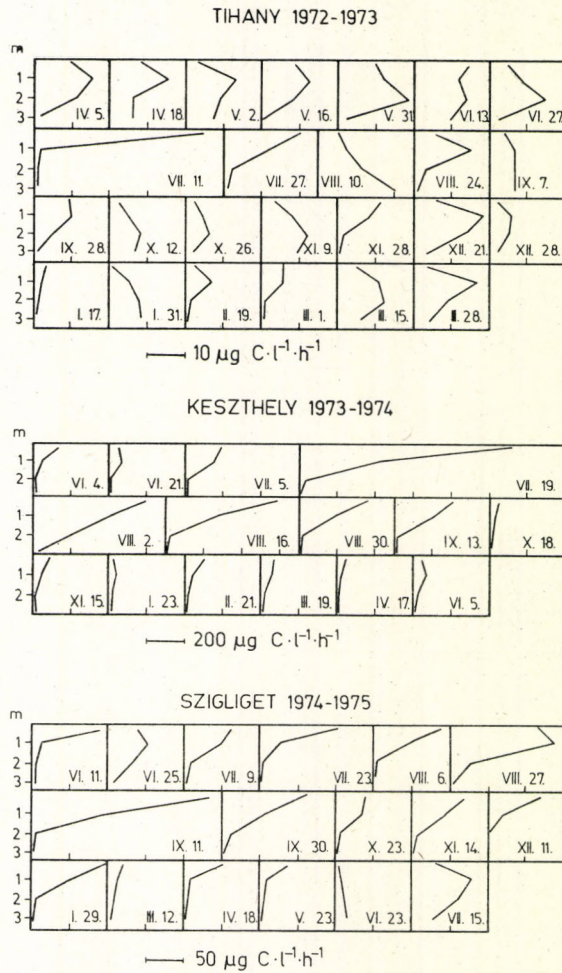
Biológia, Hungary



1. ábra. A vizsgálatok helye
 Fig. 1. The stations
 Рис. 1. Места измерений



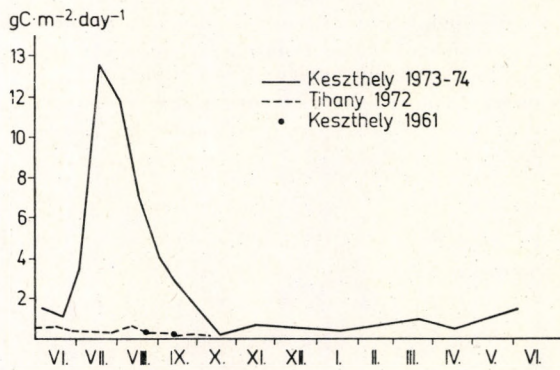
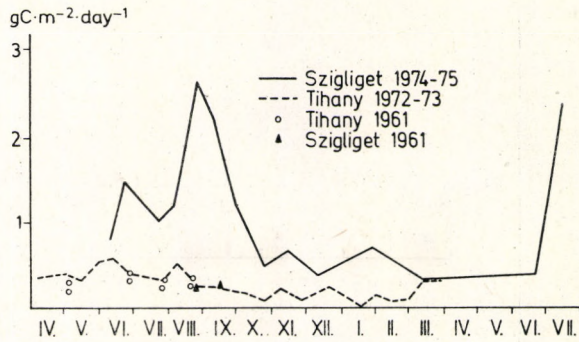
2. ábra. A fitoplankton biomasszájának emelkedése
 Fig. 2. The rise of the biomass of phytoplankton
 Рис. 2. Повышение биомассы фитопланктона



3. ábra. A fitoplankton termelésének függőleges megoszlása

Fig. 3. The vertical distribution of the production of phytoplankton

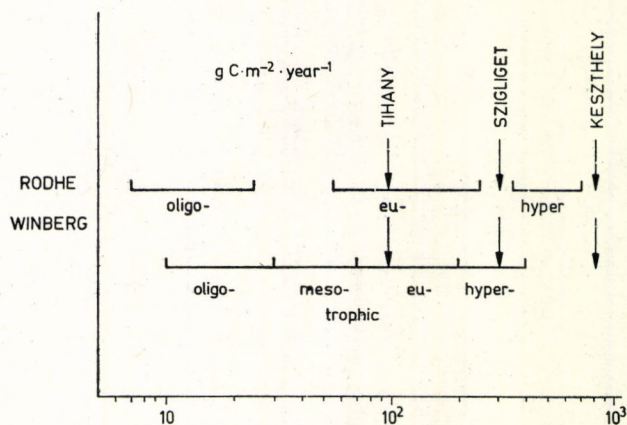
Рис. 3. Вертикальное распределение продукции фитопланктона



4. ábra. Az 1 m² területre eső elsődleges termelés

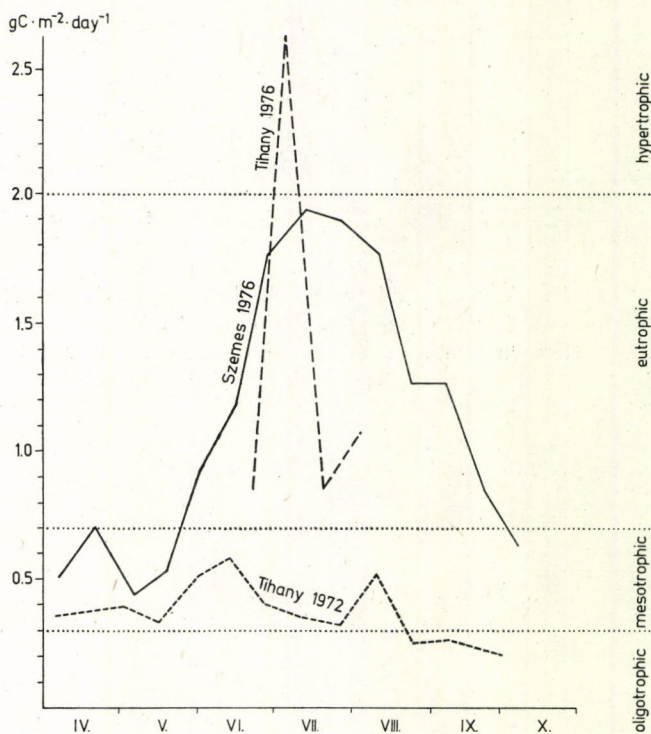
Fig. 4. Primary production per 1 m²

Рис. 4. Первичная продукция, рассчитанная на площадь 1 м²



5. ábra. A Balaton medencéinek helye a tavak elsődleges termelésén alapuló beosztásban
 Fig. 5. Positions of the basins of Lake Balaton on the scale of lakes based on their annual primary production

Рис. 5. Классификация бассейнов Балатона на основании годичной первичной продукции



6. ábra. Az 1 m^2 felületre eső elsődleges termelés Szemesnél és Tihanynál 1976-ban
 Fig. 6. Primary production per 1 m^2 at Szemes and at Tihany in 1976

Рис. 6. Первичная продукция у Семеша и у Тихани в 1976 г., рассчитанная на 1 m^2 площади водной поверхности

A BALATONI ZOOPLANKTON-KUTATÁSOK ÚJABB EREDMÉNYEI

PONYI JENŐ

A nyíltvízi plankton társulásnak és működésének döntő szerepe van a tó életében. A planktonalgák termelik meg pl. a Balaton tápkészletének kb. 95%-át [4], az algák által termelt nagymennyiségű szerves anyag (kb. 84 ezer tonna C/év/Balaton) jelentős része a táplálékláncon keresztül jut tovább a tavi rendszerben. A lánccsúszó szemét az ún. elsődleges fogyasztók alkotják, melyek közül legfontosabbak az ülepítő és szűrő planktonok. E tény indokolja, hogy az elmúlt években különleges figyelmet fordítottunk a tó Rotatoria és főleg a plankton Crustacea egész tóra kiterjedő szerepének tisztázására.

A zooplankton együttes minőségi összetétele

A Balaton zooplanktonját 4 állatcsoport alkotja: Protozoa, Rotatoria, Crustacea és Mollusca-lárvák.

A plankton egysejtűek zömét az Oligotricha Ciliata-k képviselik, melyek a Strombidium, Strombilidium és a Tintinnidium genuszba sorolhatók. Mennyiségük a negyvenes években — a harmincas évekhez viszonyítva — emelkedő tendenciát mutatott [18].

ZÁNKAI [22] összefoglaló tanulmányából megtudjuk, hogy 1897 és 1957 között a Balaton planktonjából összesen 69 kerekeseleg taxont (faj és kisebb rendszertani egységek) mutattak ki, melyek közül 46 minősíthető euplanktikus szervezetnek. A hatvanas években végzett rendszeres kerekeseleg kutatások eredménye szerint [23, 24, 25] a tó nyílt vizéből 40 taxont jegyeztek fel, közülük csupán 23 volt euplanktikus. A korábbi kutatásokhoz viszonyítva 9 taxont találtak a Balaton faunájára nézve újnak. Bár az eltérő gyűjtési módszerek és helyek megválasztása miatt nem lehet egyértelműen a Rotatoria fauna minőségi változásáról beszélni, mégis érdemes felemlíteni, hogy a Rotatoria együttesen belül az euplanktikus fajok aránya 10%-kal csökkent, valamint a régebben kimutatott 69 faj közül csupán 31-et találtak meg a planktonban ismét.

Mai rendszertani ismereteink alapján a századfordulótól napjainkig az euplanktikus Crustacea-k közül 12 fajt illetve változatot mutattak ki a Balaton nyílt vizéből. Közülük a hatvanas évek közepéig biztos taxonómiai megjelöléssel csak 6 volt ismert. A régi planktonminták újabb vizsgálatával viszont

bebizonyítottuk, hogy más, eddig fel nem sorolt taxonok is élnek a tóban [7]. A *Daphnia* fajok évszakos formaváltozásának vizsgálata [8] pedig lehetővé tette a korábban csak „cucullata” néven összefoglalt taxonok pontos mennyiségi analizését. A Cladocera-kon belül a rendszertani kiigazítások ellenére az elmúlt fél évszázadban (1925—1975) faji összetételben nem volt lényeges változás. Annál inkább átalakult a Copepoda-k összetétele. Új, 1965 előtt a tó nyílt vízében ismeretlen fajokat írtunk le a planktonból (*Thermocyclops crassus*, *Acanthocyclops vernalis* és *A. vernalis* f. *robustus*), melyek a fokozódó eutrofizálódás indikátor fajai [9, 10].

A Mollusca fajok közül a *Dreissena polymorpha* PALL. populációjában intenzív visszaesés következett be, melynek oka a kagylók által hozzáférhető táplálék minőségének megváltozása (pl. kéalgák fokozódó elszaporodása) lehet [12, 18].

A planktontagok horizontális megoszlása, mennyiségének évtizedes változása, biomassza viszonyai

A tó sajátos hidrográfiai viszonyai (hosszúra nyúlt alakja, 4 medencére tagolódása, sekélysege, a befolyó vizek egyenetlen megoszlása) szükségessé tette a zooplankton horizontális megoszlásának vizsgálatát, melyet 1955—61-ben kezdtek el [19, 20, 21]. E munkálatok 1965-ben a balatoni halpusztulás kapcsán teljessétek ki, amikor is a tó kb. 600 km² felszínű nyílt vizet reprezentáló 5 keresztshelvényén rendszeres, egyidejű (2—3 napon belüli) gyűjtéseket végeztünk. Így a tó különböző részeiről kapott eredmények összehasonlíthatókká váltak.

A tó Rotatoria együttesét 40 faj, változat és forma alkotta [24], melyeket horizontális elterjedésük alapján 4 csoportba soroltunk: 1. az egész tó nyílt vízében megtalálható, közel egyenletes elterjedésű fajok, 2. főleg az ÉK-i medencében, 3. főleg a DNy-i medencében, 4. csak a Keszthelyi-öbölben élők [23, 24, 25].

A Balaton nyílt vizét 5 domináns faj megoszlása alapján 3 területre lehetett elkülöníteni: ÉK-i, Keszthelyi- és Szigligeti-medencékre, valamint az ÉK-i és Szigligeti-medence közötti vízterületre.

Nyáron 3 Cladocera és 2 Copepoda, télen 1—1 Cladocera és Copepoda fajjal jellemezhető a tó nyílt vízének rákplanktonja. Egyes fajokat (*Daphnia hyalina*, *Acanthocyclops vernalis*) csak a Keszthelyi-öböl vízében figyeltünk meg jelentős mennyiségben [9, 10]. Mindkét fajnak a további elterjedésével kell számolni olyan mértékben, ahogy a Balaton eutrofizálódása tovább folytatódik.

A Cladocera és Copepoda egyedszáma eltérő a tóban. Az eutrófbabb területeken (Keszthelyi-öböl) az egyedszám magasabb mint egyebütt. A Copepoda-k egyedszáma mindig magasabb a Cladocera-kénál [13].

Részletesen vizsgáltuk az *Eudiatomus gracilis* (G. O. SARS) populációjának mennyiségi alakulását a Balaton különböző területein [14]. Megállapítottuk, hogy a faj populációjának kifejlődése évszakosan és vízterületenként eltér egymástól. A petés nőstények aránya a populáción belül igen alacsony volt (3—4%), a peték száma pedig arányosan változott a tó területeinek trofitásával (hipertrófnál magas, mezotrófnál alacsony).

A Crustacea és Rotatoria plankton évtizedes változását a Biológiai Kutatóintézet előtti vízterületeken folytatott rendszeres kutatások adatsorai

mutatják be [13, 14, 18]. A 30-as évektől kezdődően a rákplankton mennyisége az 50-es évek elejéig fokozatosan emelkedett (26-83 e/liter), majd 1956-tól kezdve lecsökkent (12 e/l), és csak a 60-as évek vége felé kezdődött el egy újabb lassú emelkedés. A kerekeshéreg plankton egyedszáma a 30-as években viszonylag alacsony volt (átlagban 35 e/l), majd a negyvenes években megháromszorozódott és azóta mennyiségük kb. azonos érték körül mozog.

A plankton Rotatoria biomassza megoszlása a tóban eltérő. Míg a hipertróf területeken (Keszthelyi-öböl) többéves átlag alapján, a vegetációs periódusban 24 mg/m^3 élőssúly, addig az eutróf és mezotróf vizeken ez több [26]. A kerekeshégekhez hasonlóan a planktonrákok biomasszája is eltér a Balaton különböző területein. A vegetációs periódusban a hipertróf Keszthelyi-öbölben 1090 mg/m^3 élőssúly, az eutróf Szigligeti-medencében 910 mg/m^3 , a tó egyéb mezotróf vízterületein $660\text{--}750 \text{ mg/m}^3$ élőssúly között változott [13]. Ennek oka feltehetően az eltérő vízterületeken levő tápanyag mennyiségi és minőségi különbsége, de nem zárható ki a híg koncentrációba bekerülő különböző kémikáliák hatása sem [11].

A zooplankton produkciója

A zooplankton produkciójának vizsgálata két szempontból látszik fontosnak. 1. Jelenleg kellő mélységű és mennyiségű ismeret hiányában nincsenek kiaknázva azok a lehetőségek, melyeket a vizek biológiai készlete jelent. 2. Kevés adat van az eutrofizálódási folyamatnak a planktonállatok produkciójára gyakorolt hatásáról is.

A vízi gerinctelen szervezetek produkciójának becslésére használt módszerek közül WINBERG, PECHEN, SHUSHKINA [30] és PECHEN, SHUSHKINA [6] kalkulációs módszerét használtuk az *Eudiptomus gracilis* vizsgálatokor. A becslés elvégzéséhez az alábbi adatok ismerete volt szükséges: 1. a pete, naupliusz és copepodit stádiumok fejlődési ideje különböző hőmérséklet mellett, 2. a különböző fejlődési stádiumok súlya, 3. az adott vízi élettérben a vizsgált faj populációjának kormegoszlása és annak időbeli változása.

A Balaton zooplankton tagjai közül ez ideig az *Eudiptomus gracilis* (G. O. SARS) produkcióját becsültük meg az 1972. évre vonatkozóan [17]. Adataink szerint a tó fitoplankton termelésben eltérő két vízterülete között az *Eudiptomus* produkciója szempontjából nincs lényeges különbség (a Keszthelyi-medencében a produkció $0,41 \text{ g C/m}^2$; a Tihanyi-medencében $0,36 \text{ g C/m}^2$), annak ellenére, hogy a Keszthelyi-medencében az elsődleges termelés több mint hétszerese a tihanyinak. A Keszthelyi-öbölben a szénben kifejezett algatermésnek csupán 0,05%-a, és Tihanynál is csak 0,32%-a jut tovább az *Eudiptomus* populációba.

Táplálkozási kapcsolatok a planktonársulásban

A nyíltvízi planktonársulások biológiai kapcsolatai közül a táplálkozásnak van elsődleges jelentősége. Annak megfelelően, hogy az elsődleges termelés során létrejött szerves anyag mint táplálék milyen formában jelenik meg, a ráépülő tápláléklánának két alaptípusát különböztetik meg: zöld növényekre („grazing food chain”) és a detrituszra („detritus food chain”) felépülő tápláléklánc [5].

A táplálékláncban — melynek hosszúsága maximálisan 4–5 „láncszem” lehet — a résztvevő szervezetek eltérő feladatot töltenek be. Ennek kapcsán beszélnek arról, hogy a planktontagok különböző trofikus szinthez tartoznak. Így a zöld növények mint termelők az elsődleges trofikus szinthez, az ezeket fogyasztók pedig az elsődleges fogyasztói szinthez (második trofikus szint) tartoznak. A harmadik trofikus szinthez az algaevőket fogyasztó állatokat sorolják (másodlagos fogyasztói szint). A negyedik és ötödik szinthez főként halak tartoznak.

A planktonalgák a szűrő-ülepítő „rendszer” segítségével jutnak a második trofikus szintre. A szűrőkhöz a Balatonban 3 Cladocera és 1 Copepoda faj, az ülepítőkhöz a lebegő Oligotricha Ciliata-k és a kerekeshégek mintegy 10 faja tartozik. A másodlagos fogyasztók (3. trofitási szint) sajátos ragadozó rákja a tóban a *Leptodora kindtii*, de ide sorolható még az Asplanchna, Keratella és Trichocerca nembe tartozó néhány kerekeshéreg faj, sőt a Cyclops-ok egy része is (*Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*).

Az 1970-es években részletesen tanulmányoztuk az *Eudiaptomus gracilis* táplálkozásbiológiáját. A laboratóriumban ^{14}C -módszerrel végzett emésztési vizsgálatok azt mutatták, hogy a 3–20 μ mérettartományú algafajokat az állat fogyasztja, az értékesítés mértéke azonban különböző. A *Nitzschia communis*-t nagy hatásfokkal, a *Chlorella* fajokat alig értékesítette [27]. Ennek oka valószínűleg az algasejttel eltérő szerkezetében keresendő. Az értékesítés mértéke szezonálisan is eltérő volt, nyáron a testsúly 17–18%-át építette be az állat naponta, télen csupán 1–2%-ot [28]. A táplálék beépülése a rendelkezésre álló táplálék mennyiségétől is függött, az optimális algakonzentráció 0,3–1,1 mg C/l értéknek adódott.

Vizsgáltuk az *Eudiaptomus gracilis* táplálkozását természetes körülmények között is. Megállapítottuk, hogy nyáron 1 állat naponta átlagosan 1,4 ml vizet szűr át, télen pedig mindössze 0,1 ml-t. A táplálkozás mértékére 0 és 20 °C között elsősorban a hőmérséklet van hatással ($P = 0,001$), 20 °C fölött a táplálék koncentráció hatása dominál [29].

A Balaton planktonszervezeteinek táplálkozási kapcsolatait CDC 3300 típusú számítógéppel is elemeztük [16]. Megállapítottuk, hogy a vizsgált 10–1000 μ nagyságú algák közül $P = 0,1\%$ valószínűségi szinten csak a 10–40 μ szervezetek jutnak tovább a második trofitási szintre (1. ábra). E továbbjutás azonban csak szűk csatornán keresztül történhet, mivel az algák továbbvitele szempontjából számításba jövő 3 kerekeshéreg faj közül csak 2 fordult elő nagyobb egyedszámban (*Keratella tecta* és *Polyarthra vulgaris*). A szűrő rákok kapcsolata a 10–20 μ méretű algákhoz gyenge ($P = 5\%$), ami egyértelműen bizonyítja az irodalomból ismert tény, hogy a 10 μ -os vagy annál kisebb szervezetek kihasználása nagyobb mértékű [3]. Ennek alapján az a vélemény alakult ki, hogy a Balatonban az elsődleges termelés által létrejött szerves anyag csak nagyon szűk csatornán keresztül jut el a szűrő-ülepítő „rendszer” keresztül a magasabb trofitású szintekre.

A planktontársulás harmadik trofitási szintjét a ragadozó Cyclops-ok és a *Leptodora* alkotják. Míg az ivarérett ragadozó Copepoda-táplálék főleg kerekeshégekből és az *Eudiaptomus gracilis* naupliuszaiból áll, a *Leptodora* elsősorban a ragadozó Cyclops-ok lárváit és naupliuszait pusztítja (1. ábra).

A planktontársulás szerkezetét a Balatonban évről évre kihelyezett fehér busa (silver carp) nagymértékben módosíthatja. Erre utalnak azok az adatok, melyek szerint a 200–400 mm testnagyságú halak jelentős mennyiségű algát

(30—46 súly-%) fogyasztanak. A nagyobb méretűek a plankton rákokat részesítik előnyben táplálkozásukkor, melyekből 78—91 súly-%nyit is kiszűrnek [15]. A fehér busa tehát igen intenzíven fogyasztja a tóban amúgyis igen alacsony mennyiségben levő rákplankton. Ennek következménye: 1. Csökken az algaprodukciónak termelte szerves anyag továbbjutásának lehetősége a szűrő rákokon keresztül a magasabb fogyasztói szintekre. 2. Mivel a halivadékok legfontosabb tápláléka a rákplankton, a fehér busa táplálékkonkurrenciát is jelent. 3. Az alगतömeg rossz hatásfokú emésztése miatt a tó eutrofizálódását nemhogy csökkentené, hanem növeli [1, 2].

NEW RESULTS OF THE ZOOPLANKTON STUDIES IN LAKE BALATON

JENŐ PONYI

The plankton of the open water with its activities plays a very important role in the life of the lake. Phytoplankton is producing about 95 per cent of the organic matter content of Lake Balaton [4]. A huge amount of organic matter is produced by algae (roughly 84 thousand tons of carbon per year). An important part of it is forwarded in the food-chain throughout the lake system. The first link of this chain is formed by the so-called primary consumers whose most important members are current feeders and filtering plankton organisms. This fact is underlining the importance of our work where special attention has been drawn to clarify the role of rotifers and particularly the plankton crustaceans throughout the whole lake.

Qualitative composition of the zooplankton community

Zooplankton in Lake Balaton is formed by four groups of animals: protozoans, rotifers, crustaceans and larvae of molluscs. The bulk of pelagic protozoans comprises Oligotricha Ciliata, belonging to the genera of Strombidium, Strombilidium and Tintinnidium. Their quantity showed — in comparison to the data of the 1930s — an increasing tendency during the 1940s [18].

As it is known from the detailed review of ZÁNKAI [22] 69 species of rotifers have been recorded between 1897 and 1957 from the plankton of Lake Balaton. 46 of them can be considered as eupelagic species. New systematic investigations have been carried out recently in the 1960s [23, 24, 25], when out of the 40 species noticed only 23 could be considered as eupelagic. When compared to earlier data 9 species were found to be new for the fauna of Lake Balaton. Though different sampling techniques have been applied and so a general change of the qualitative composition of the rotifer fauna could not be stated, still it seems worth mentioning that within the community the proportion of eupelagic species has been reduced by 10 per cent and that of the 69 species recorded earlier from Lake Balaton only 31 could be identified again during these studies.

Based on the present systematic knowledge 12 species, respectively varieties of eupelagic crustaceans have been recorded in open-water samples from the turn of the century up to now. From the species mentioned above

until mid 1960s only six have been characterized by appropriate taxonomic means. By repeated studies on plankton samples of earlier collections it could be proved that other previously unrecorded forms were present already in the lake [7]. Detailed studies of the seasonal morphological cycle of *Daphnia* species [8] made the exact quantitative analysis possible of taxa previously summed up as the group "cucullata". Though some systematic corrections occurred within the species composition of cladocerans, no important changes in their species composition could be stated during the last fifty years (1925—1975). On the other hand, the species composition of copepods has been greatly affected. New species previously unmentioned from the open-water plankton were recorded: *Thermocyclops crassus*, *Acanthocyclops vernalis* and *A. vernalis* f. *robustus*, indicating increasing eutrophication [9, 10].

Concerning the mollusc species an intense decline of the population of *Dreissena polymorpha* PALL. should be mentioned. As possible reason of this phenomenon a change in the quality of available food (e.g. the increased reproduction of bluegreen algae) has been mentioned [12, 18].

Horizontal distribution of plankton species, their decennial quantitative changes and their biomass conditions

Particular hydrographic conditions of the lake (elongated shape, division into four subbasins, shallowness, uneven distribution of tributaries) emphasized the necessity of studies on the horizontal distribution of zooplankton in Lake Balaton. The first stage of this work has been accomplished between 1955 and 1961 [19, 20, 21]. In 1965 a summer fishkill motivated the expansion of the work. During this year regular synchronic collections (samplings at all localities within 2 to 3 days) have been arranged along 5 cross sections representing the water mass of the whole pelagic area of the 600 km² lake surface. Through this, results obtained from the different regions of the lake can be compared.

The rotifer community of the lake appeared to be composed of 40 species, varieties and forms [24]. These are divided according their horizontal distribution into four groups: 1. species with almost uniform distribution and wide-spread all over the lake in the open-water areas, 2. forms occurring mainly in the NE basin, 3. other forms distributed mainly in the SW basin, 4. species living only in the Keszthely Bay [23, 24, 25].

According to the five dominant species, the open water area of Lake Balaton could be divided into three regions: the northeastern basin, the basins of Keszthely and Szigliget and the central region between the two previous basins.

The plankton crustaceans of the open water can be characterized in summer time by 3 cladocerans and 2 copepods. Certain species (*Daphnia hyalina*, *Acanthocyclops vernalis*) could be observed only in the Keszthely Bay in evaluable numbers [9, 10]. A further spreading of both species can be expected owing to the continuous eutrophication of Lake Balaton.

The number of individuals of cladocerans and copepods is different in the different regions of the lake. It is higher in the more eutrophic areas (e.g. Keszthely Bay) and lower elsewhere. The absolute number of copepods is always higher than that of cladocerans [13].

The quantitative performance of the population of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) has been studied in details in the different regions of the lake [14]. It was found that the development of the population of the species shows distinct seasonal features and is different in the separate regions. The proportion of females carrying eggs was very low (3 to 4 per cent) within the population. The number of eggs varied according to the degree of eutrophication of the lake part concerned, being high under hypertrophic and low under mesotrophic conditions.

Decennial changes of the crustacean and rotifer population in the water section in front of the Biological Research Institute have been demonstrated by regular investigations [13, 14, 18]. The amount of plankton crustaceans increased from the 1930s until the beginning of the 1950s (26-83 ind/lit), but from 1956 decreased again down to 12 ind/l. A slow increase started newly in the late 1960s. The numbers of plankton rotifers were relatively low in the 1930s (mean value 35 ind/lit), thereafter they were tripled in the 1940s and remained at about the same level ever since.

The biomass of plankton rotifers is unequally distributed in the lake. Based on several years of mean values, the weight reaches within the wet hypertrophic regions (Keszthely Bay) in samples covering the whole vegetation period only 24 mg/m³, but this value is higher in eutrophic and mesotrophic regions [26]. The biomass of plankton crustaceans similarly differs in the individual regions of Lake Balaton. It reaches during the vegetative period within the hypertrophic Keszthely Bay 1090 mg/m³ wet weight, the corresponding value being in the eutrophic basin of Szigliget 910 mg/m³ and ranges in other mesotrophic areas between 660—750 mg/m³ [13]. The possible reason for this phenomenon is the uneven distribution of food both qualitatively and quantitatively in the different regions of the water. Though even the effect of diluted solutions of different chemicals cannot be excluded [11].

Production of zooplankton

The investigation of the production of zooplankton seems to have double importance. 1. At present without its proper qualitative and quantitative knowledge the possibilities represented by the biological resources of waters remain unexploited. 2. There is little information about the effect of eutrophication processes on the productivity of zooplankton organisms.

In the studies on *Eudiaptomus gracilis* in order to estimate the production of aquatic invertebrates, the calculation techniques of WINBERG, PECHEN SHUSHKINA [30] and PECHEN, SHUSHKINA (6) have been used. To work out our assumptions the following parameters had to be adapted: 1. duration of development of different stages as egg, nauplius and copepodite stadia at different temperatures, 2. the weight of the different larval forms, 3. the age composition of the population of the species under study in the given water volume and its changes in time.

Up to now from the zooplankton members of Lake Balaton the production of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) has been estimated regarding the status quo of the year 1972 [17]. According the results there were no significant differences in the two lake basins concerning the production of *Eudiaptomus*, its production reaching 0.41 g C/m² in the Keszthely Bay and 0.36 g C/m² in

the NE basin in front of the Tihany Peninsula. On the contrary, great differences in phytoplankton production could be demonstrated in these two basins showing about seven fold values in the Keszthely Bay as compared to the second region mentioned. Accordingly, in the Keszthely Bay only 0.05 per cent of the algal production expressed in carbon was incorporated into the *Eudiaptomus* population as compared to the higher but still low values of 0.32 per cent around Tihany.

Feeding relations in the plankton community

Among the biological relations existing within open-water plankton communities, feeding is the most important one. According to the form in which the organic matter of food built up by primary production appears, two basic types of food-chains can be distinguished: the "grazing food chain" based on green plants and the "detritus food chain" based on detritus [5].

Within the food chain — containing in its length maximum 4 to 5 links — the participating organisms play a different role. Referring to this it is considered that the different plankton species belong to various trophic levels. The green plants as producers belong accordingly to the primary trophic level, and their consumers (grazing organisms, second trophic level) to the primary consumer level. The third trophic level includes animals feeding on alga consumers (secondary consumer level). Mainly fish are the members of the fourth and fifth levels.

The organic material produced by plankton algae reach the second trophic level by the filtering-current feeding "system". Three cladocerans and a single copepod species represent in Lake Balaton the group of filter feeders. The group of current feeding organisms contains floating *Oligotricha Ciliata* and about 10 species of rotifers. A characteristic carnivorous crustacean of Lake Balaton, a member of the secondary consumer level (third trophic level) is *Leptodora kindtii*. Besides this species some rotifers of the genera *Asplanchna*, *Keratella* and *Trichocerca* and some crustaceans as *Cyclops* spp. (*Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*) belong to this group.

During the last years the biology of the feeding of *Eudiaptomus gracilis* has been studied in details. Results of digestion experiments carried out in the laboratory by ^{14}C technique showed that algal species ranging from 3 to 20 μ in diameter were consumed by the animals but their incorporation rate varied. *Nitzschia communis* was assimilated in a very effective way, but *Chlorella* cells were utilized in a very low rate [27]. This can probably be explained by the different structure of the cell walls of the algae. The degree of incorporation was different in the different seasons, reaching in summer a daily rate of 17 to 18 per cent but in winter only 1 to 2 per cent of their own body weight [28]. The incorporation rate depends also on the amount of food available. The optimal alga concentration ranged between 0.3 and 1.1 mg C per litre.

Studies concerning the feeding conditions of *Eudiaptomus gracilis* under natural conditions have been performed as well. It could be established that in summer the mean amount of water filtered by one specimen is 1.4 ml, but the same value in winter is only 0.1 ml. The rate of feeding between 0 and 20 °C is mainly affected by the temperature ($P < 0.001$), but above 20 °C the concentration is a decisive factor [29].

The food relations of the plankton organisms of Lake Balaton have been analyzed also by computer CDC model 3300 [16]. It was established that from algae belonging to the size group 10 to 1000 μ only organisms ranging between 10 and 40 μ have been incorporated into the second trophic level (probability value $P = 0.1\%$), (See *Fig. 1*). But this process can happen only through a narrow channel, because from the three rotifer species playing an important role in the transfer of algal materials, only two were present in any appreciable number (*Keratella tecta* and *Polyarthra vulgaris*). The connection of filtering crustaceans to algae of 10 to 20 μ size is poor ($P = 5\%$) assuming unambiguously the fact already known from the scientific literature that incorporation of algae of size 10 μ or less is better [3].

Accordingly an opinion has been formulated that in Lake Balaton there is a very narrow channel connecting to organic material produced by primary production through the filtering current feeding "system" to the higher trophic levels.

The third trophic level of the plankton community is formed by carnivorous Cyclops species and by *Leptodora*. While the food of mature copepods is mainly composed of rotifers and nauplii of *Eudiaptomus gracilis*, *Leptodora* is predominantly feeding on nauplii and other larval forms of carnivorous Cyclops species (*Fig. 1*). The structure of the plankton community of Lake Balaton can be highly modified by silver carp introduced year by year into the lake. According to some relevant data fish of 200 to 400 mm body length consume remarkable amounts of algae (30 to 46 per cent in weight). In their feeding habits preference is made for plankton crustaceans of bigger size, filtering 78 to 91 per cent (weight) of them [15]. Silver carp feeds very intensively on crustaceans already scarce in the zooplankton of the lake. As a consequence concerning the stocking of silver carp the following can be stated: 1. The possibility of incorporation of organic matter produced by phytoplankton through filtering — current feeding zooplankton organisms to higher trophic levels is reduced. 2. The main food for fishfry is crustacean plankton accordingly silver carp becomes a feeding competitor for them. 3. Because of the bad rate of assimilation of algal masses by the introduced fish the eutrophication of the lake is not reduced but in fact increased by this action [1, 2].

НОВЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА БАЛАТОН

ЕНЕ ПОНИ

В жизни озера существование популяции планктона имеет решающее значение. Например, фитопланктон составляет 95% пищевых ресурсов Балатона [4]. Значительная часть органического вещества, производимого фитопланктоном (примерно 84 тыс. тонн С/г), по пищевой цепи попадает дальше в систему озера. Первое звено пищевой цепи, так называемые первичные конзументы, из которых самыми важными являются чередующиеся смены осаждающего и фильтрующего планктона. Этот факт натолкнул нас в последние годы на выяснение роли Rotatoria и особенно Crustacea планктона в озере Балатон.

Качественный состав зоопланктона

Зоопланктон Балатона состоит из 4-х групп животных: Protozoa, Rotatoria, Crustacea и личинок Mollusca. Большинство одноклеточных организмов планктона представлены Oligotricha, Ciliata, входящих в состав родов: Strombidium, Strombilidium и Tintinnidium. В 40-х годах количество этих организмов увеличилось по сравнению с уровнем 30-х годов [18].

Из обзорной статьи [22] известно, что между 1897 и 1957 гг. описаны 69 таксонов коловраток (виды и низшие систематические единицы) в оз. Балатон. Среди них 46 являются эвпланктонными организмами. В результате регулярных исследований коловраток в 60-х годах удалось описать 40 таксонов в открытой части озера. Среди них всего 23 таксона были эвпланктонными [23, 24, 25].

В это время описаны девять новых для фауны Балатона таксонов. Нельзя однозначно говорить о качественном изменении фауны Rotatoria из-за различных методов взятия проб из разных мест. Однако заслуживает внимания то обстоятельство, что соотношение эвпланктонных видов внутри Rotatoria уменьшилось на 10%, а также и то, что из описанных ранее 69 видов всего 31 вид обнаружен в планктоне.

С начала нашего столетия до настоящих дней описали 12 видов и разновидностей среди эвпланктонных Crustacea из открытой части Балатона. Из них до середины 60-х годов было известно всего 6. При изучении ранних планктонных проб доказали, что в озере живут другие, до сих пор не описанные таксоны [7]. Изучение цикломорфоза дафний, известных под названием «scullata», дало возможность осуществить количественный анализ этих таксонов [8].

С 1925 до 1975 гг. в составе видов у кладоцер не произошли значительные изменения, считая и систематические исправления. Более того, как изменился качественный состав копепоид, описали новые, неизвестные до 1965 г. виды из открытой части озера (*Thermocyclops crassus*, *Acanthocyclops vernalis*, *A. vernalis* f. *robustus*), которые являются индикаторами увеличивающейся эвтрофикации [9, 10].

Среди Mollusca произошло сильное уменьшение популяции *Dreissena polymorpha* РАЛЛ. Причиной этого возможно является изменение в качественном составе дрейсен, (например, сильное увеличение количества синезеленых водорослей) [12, 18].

Биомасса и горизонтальное распределение планктона

В 1955—61 гг. появились исследования горизонтального распределения зоопланктона в оз. Балатон [19, 20, 21]. Необходимость проведения этих исследований подчеркивают гидрографические параметры положения озера (удлиненная форма, мелководность, разделение на 4 бассейна, неравномерное распределение втекаемых вод). Эти исследования получили широкое применение в связи с гибелью рыб в 1965 г. В этот период на пяти сечениях брали пробы через 2—3 дня по 600 км² водной площади Балатона. Таким образом, полученные в различных частях озера результаты были сопоставлены.

Коловратки включают 40 видов, разновидностей и форм [24], которые по горизонтальному распределению можно разделить на четыре группы:

1) виды, обитающие в открытой части озера, равномерно распределяются в месте обитания; 2) виды, обитающие, главным образом, в северо-восточном бассейне; 3) виды, обитающие, главным образом, в юго-западном бассейне; 4) виды, обитающие исключительно в Кестхейском бассейне [23, 24, 25].

По обитанию пяти доминантных видов открытую часть озера можно разделить на три бассейна или части: северо-восточный, Кестхейский и Сиглигетский бассейны, и часть, расположенную между северо-восточным и Сиглигетским бассейнами.

Рачковый планктон открытой части озера состоит летом из 3-х видов кладоцер и 2-х видов копепод, а зимой — из 1-го вида кладоцер и копепод. Некоторые виды в значительном количестве обитают лишь в Кестхейском бассейне [9, 10], (*Daphnia hyalina*, *Acanthocyclops vernalis*). В связи с эвтрофикацией озера можно ожидать расширения ареала этих видов.

Численность кладоцер и копепод в различных частях озера различается. В более эвтрофных местах (Кестхейский бассейн) численность рачков более высокая. Численность копепод обычно выше, чем кладоцер [13].

Подробно исследовали количественную сторону популяции *Eudiaptomus gracilis* G. O. Sars в разных частях Балатона [14]. Установили, что длительность развития популяции этого вида различается в зависимости от сезона и места обитания. Количество яйценосных самок внутри популяции было очень низким (3—4%). Количество яиц самок изменялось в соответствии с трофичностью озера (при гипертрофии яиц обнаружено много, при мезотрофии — мало).

На десятилетие изменения, произошедшие в количестве Rotatoria и Crustacea планктона, указывают ряд работ [13, 14, 18]. Численность рачкового планктона, начиная с 30-х годов до начала 50-х годов постоянно повышалась (26-83 экз./л), а с 1956 г. понизилась (12 экз./л). Только в конце 60-х годов началось медленное повышение численности зоопланктона. Численность коловраток в 30-х годах была относительно низкой (в среднем 35 экз./л), в 40-х годах численность коловраток в три раза увеличилась, и с тех пор находится на постоянном уровне.

Биомасса коловраток в озере также различна. В Кестхейском бассейне, например, (гипертрофная часть) биомасса коловраток, в вегетационном периоде, составляет в среднем 24 мг/м³, тогда как в эвтрофных и мезотрофных частях озера это значение более высокое [26]. Биомасса Crustacea-планктона, подобно коловраткам, также отличается по бассейнам. В вегетационном периоде биомасса Crustacea-планктона в Кестхейском бассейне составляет 1090 мг/м³, в эвтрофном Сиглигетском бассейне — 910 мг/м³, а в мезотрофной части водоёма — 660—750 мг/м³ [13]. Причиной таких различий в биомассе могут служить разнообразные пищевые условия, а также действие различных химических веществ поступающих в озеро [11].

Продукция зоопланктона

Изучение продукции зоопланктона имеет значение с двух точек зрения:

1) в настоящее время из-за отсутствия достаточно точных данных не исчерпаны те возможности, которые могут давать биологические запасы водоёмов, 2) почти ничего неизвестно о влиянии эвтрофикационных процессов на продукцию планктонных организмов.

При оценке продукции *Eudiaptomus gracilis* использовали методики Винберга, Печеньи и Шушкина [30], и Печеньи и Шушкуну [6]. Результаты оценивали по следующим данным: 1) время развития яйца, стадии науплиуса и копепода при различных температурах; 2) вес в различных стадиях развития; 3) возрастная структура популяции исследуемого вида и изменение её во времени.

До настоящего времени среди зоопланктона оценили лишь продукцию *Eudiaptomus gracilis* G. O. Sars в 1972 году [17]. По настоящим данным продукция *Eudiaptomus gracilis* в двух различных по трофичности бассейнах Балатона существенно не различается (продукция в Кестхейском бассейне — 0,41 г С/м³; в рядом с Тиханью — 0,36 г С/м³), хотя первичная продукция Кестхейского бассейна в семь раз превышает таковую у Тихани. Популяция *Eudiaptomus* включает в себя всего лишь 0,05% продукции водорослей, выраженную в углероде, а у Тихани — 0,32%.

Пищевые связи в популяции планктона

Питание имеет первостепенное значение среди биологических связей планктонной популяции в открытой воде. В соответствии с тем что органическое вещество, как пища, образуется в первичной продукции в том виде, в котором проявляет себя, можно выделить два основных типа в пищевой цепи: пищевая цепь, основанная на зелёном растении и пищевая цепь, основанная на детритусе [5].

Организмы, участвующие в пищевой цепи, длина которой достигает максимально 4—5 «звеньев цепочки», выполняют различную роль. В связи с этим можно говорить о том, что планктон относится к различным трофическим уровням. Так, зелёные растения, как продуценты, относятся к первичному трофическому уровню, а животные, употребляющие их — к первичному потребляющему уровню (второй трофический уровень). К третьему трофическому уровню относятся животные, употребляющие водоросли (второй потребляющий уровень). К 4 и 5 уровням относятся в основном рыбы.

Водоросли планктона с помощью фильтрующих-осаждающих организмов попадают во второй трофический уровень. К фильтрующим в оз. Балатон относятся 3 вида кладоцер и 1 вид копепод. К осаждающим организмам можно отнести почти 10 видов коловраток и *Oligotricha*, *Ciliata*.

Специфическим хищным рачком в озере является *Leptodora kindtii* как вторичный консумент (третий трофический уровень), а также сюда можно отнести и роды коловраток: *Asplanchna*, *Keratella* и *Trichocerca*, и некоторых циклопов: *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti*.

В 1970-х годах подробно изучали биологию питания *E. gracilis*. Исследования переваривания пищи в лаборатории с помощью изотопов С¹⁴ показали, что *E. gracilis* поедает водоросли размером 3—20 мкм, однако степень утилизации пищи различна. Утилизация вида *Nitzschia communis* высокая, тогда как виды *Chlorella* почти не были утилизированными *E. gracilis* [27]. Причиной этого может служить различная структура оболочек клеток. Степень утилизации изменялась по сезонам. В летний период животное использовало ежедневно 17—18% пищи от веса тела, а зимой — всего 1—2% [28]. Количество встроенной в организм пищи зависит от концентрации пищи. Так, оптимальная концентрация пищи составляет 0,3—1,1 мг С/л.

Изучено питание *E. gracilis* также в естественных условиях. Установили, что одно животное летом в среднем фильтрует 1,4 мл воды через свое тело за один день, а зимой — всего 0,1 мл. На питание при температуре воды в диапазоне от 0 до 20°C в первую очередь влияет температура ($P = 0,001$). При температуре, превышающей 20°C, доминирует концентрация пищи [29].

Пищевые связи планктона, входящих в него организмов, изучали также с помощью вычислительной машины типа ЦДЦ 3300 [16]. Было установлено, что среди водорослей размером 10—1000 мкм встречаются водоросли размером 10—40 мкм ($P = 0,1\%$) во втором трофическом уровне (рис. 1). Это обусловлено тем, что из трех видов коловраток, питающихся водорослями, имеющими такие размеры, только два вида имеют большую численность в озере (*Keratella tecta* и *Polyarthra vulgaris*). Связь между фильтрующими рачками размером 10—20 мкм и водорослями была незначительная ($P = 5,0\%$). Этот факт однозначно доказывает тот известный из литературы феномен, что использование организмов происходит в значительной степени размером 10 мкм или меньше. На основании вышесказанного сложилось мнение о том, что [3] органическое вещество, созданное первичной продукцией водорослей, лишь по «узким каналам» попадает через фильтрующую-осаждающую систему на высший трофический уровень.

Третий трофический уровень составляют хищные циклопы и *Leptodora*. Половозрелые копеподы питаются главным образом коловратками и науплиусами *E. gracilis*. Тогда как *Leptodora* питается в первую очередь личинками и науплиусами циклопов (рис. 1).

Структуру планктонных популяций в большой мере может изменять интродуцированный белый толстолобик. При изучении питания этого вида установили, что особи размером 200—400 мм в большом количестве поедают водоросли (30—40% от веса тела). Особи большего размера предпочитают планктонных ракообразных, количество которых достигает 78—91% от веса тела [15]. Это значит, что белый толстолобик интенсивно поедает рачковый планктон, количество которого итак незначительно.

В результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы: 1) возможность продвижения органического вещества, продуцированного водорослями, к высшим трофическим уровням падает; 2) белый толстолобик может конкурировать в питании с мальками различных видов рыб; 3) белый толстолобик, из-за неэффективной утилизации водорослей не замедляет, а наоборот, ускоряет эвтрофикационные процессы [1, 2].

И

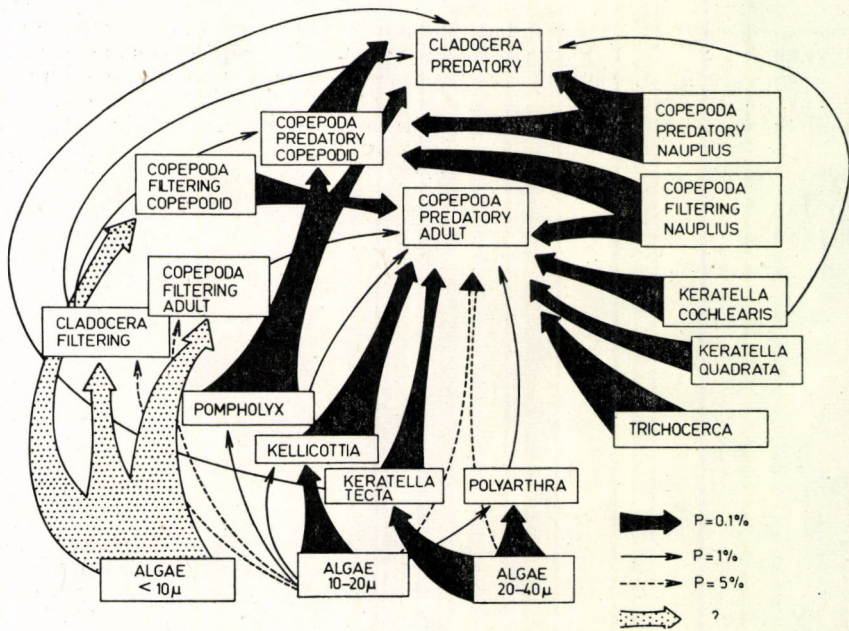
IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. FELFÖLDY L. (1972): A növényevő halak szerepe a Balaton vízvédelmében. — *Vízmin viztechn. kut. eredm. VITUKI* 2, 26—47.
2. FELFÖLDY L. (1972): A növényevő halak telepítésének problémája a Balatonban. — *VITUKI Tudományos Napok IV. (3), Budapest.*
3. GLIWICZ, Z. M. (1969): Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. — *Ekol. Polsk. A*, 17 (No. 36), 663—708.
4. HERODEK S., TAMÁS G. (1976): A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása. — *Hidrol. Közl.* 5, 219—228.
5. ODUM, E. P. (1971): *Fundamentals of ecology. — Third edition*, W. B. Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto, pp. 574.

6. PECHEN, G. A., E. A. SHUSHKINA (1964): The production of planktonic crustaceans in lakes of diverse types (in Russian). — *Biol. osnov. rybn. kh-vanavnutr. vodoe-makh Pribaltiki. Minsk*. 249—257 (*cit. ap.* WINBERG, 1971).
7. PONYI J. E. (1965): Crustaceen-Plankton-Studien im Balatonsee I. Untersuchung der im Jahre 1925 vor Révfülöp gesammelten Netzfilter-Proben. — *Annal. Biol. Tihany* **32**, 141—157.
8. PONYI, J. E. (1965): Crustaceen-Planktonstudien am Balaton II. Beiträge zur Kenntnis der Systematik und Cyclomorphose einiger Arten der Gattung *Daphnia*. — *Annal. Biol. Tihany* **32**, 159—174.
9. PONYI, J. E. (1967): Studien über das Crustaceen-Plankton des Balaton III. Beiträge zur Systematik und Cyclomorphose von *Acanthocyclops vernalis* (FISCHER), 1853. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 163—177.
10. PONYI, J. E. (1968): Studien über das Crustaceen-Plankton des Balaton IV. Beiträge zur Kenntnis der in der Krebsgemeinschaft des Sees horizontal auftretenden Veränderungen. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 169—182.
11. PONYI, J. E., F. CSONTI, F. BARON (1968): An investigation of the content of chlorinated hydrocarbon residues of the crustacean plankton in the Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 183—189.
12. PONYI, J. E., GY. TUSNÁDI, É. VANGER, A. RICHNOVSZKY (1974): Investigation with computer ICL system 4 on the morphometry and composition of the population of *Dreissena* shells from the upper sediment layer of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 217—234.
13. PONYI, J. E. (1975): The biomass of zooplankton in Lake Balaton. — *Symp. Biol. Hung.* **15**, 215—224.
14. PONYI, J. E., J. N. HORVÁTH, N. P. ZÁNKAI (1975): Investigation on planktonic Crustacea in Lake Balaton VI. Quantitative changes in the *Eudiatomus gracilis* population at various regions of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 203—218.
15. PONYI, J. E., G. TAMÁS, N. ZÁNKAI, I. TÁTRAI, P. BIRÓ (1975): Balatonba telepített fehér busa táplálkozásbiológiájának és növekedésének vizsgálata. — *Kézirat, Tihany*.
16. PONYI, J. E., GY. TUSNÁDI, É. VANGER (1975): Kísérlet a balatoni planktonszervezetek táplálkozási kapcsolatainak megállapítására CDC 3300 típusú számítógép segítségével. — *Kézirat, Tihany*.
17. PONYI J. E., N. P. ZÁNKAI (1976): Az *Eudiatomus gracilis* (G. O. SARS) produkciója a Balatonban. — *Kézirat, Tihany*.
18. SEBESTYÉN O. (1953): Mennyiségi plankton tanulmányok a Balatonban II. Évtizedes változások (Quantitative plankton studies in Lake Balaton II. Decennial changes). — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 63—89.
19. SEBESTYÉN O. (1960): Horizontális planktonvizsgálatok a Balatonban I. Tájékozódás a planktonrákok horizontális elterjedéséről (Horizontale Planktonuntersuchungen im Balaton I. Orientierende Untersuchungen über die horizontale Verbreitung der Planktonkrebse). — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 115—130.
20. SEBESTYÉN O. (1960): Quantitative plankton studies on Lake Balaton X. Notes on distribution of *Leptodora kindtii* FOCKE. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 131—138.
21. SEBESTYÉN O. (1964): Horizontale Plankton-Untersuchungen im Balaton III. Weitere orientierende Untersuchungen über die horizontale Verbreitung der Planktonkrebse, mit besonderer Rücksicht auf die Verhältnisse der Bucht von Keszthely und derer cladoceren Krebse. — *Annal. Biol. Tihany* **31**, 223—243.
22. ZÁNKAI, N. P. (1968): Über die Rädertieren- (Rotatoria-) Fauna des Plattensees nach Literaturangaben von 1897 bis 1960. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 247—272.
23. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1970): The quantitative proportions of rotifera plankton in Lake Balaton, in 1967. — *Annal. Biol. Tihany* **37**, 291—308.
24. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1971): The horizontal distribution of rotifera plankton in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 285—304.
25. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1972): Quantitative relationships of the Rotatoria plankton in Lake Balaton during 1965—1966. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 189—204.
26. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1973): The biomass of Rotatoria in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 285—292.
27. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1974): On the feeding of *Eudiatomus gracilis* in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 363—371.
28. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1974): On the seasonal fluctuation in the food incorporation of *Eudiatomus gracilis*. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 357—362.

29. ZÁNKAI, N. P., J. E. PONYI (1976): Seasonal changes in the filtering rate of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. SARS) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 105–116.
30. WINBERG, G. G., G. A. PECHEN, E. A. SHUSHKINA (1965): Production of plankton crustaceans in three lakes of different types (in Russian with English summary). — *Zool. Zh.* **44**, 676–687.
31. WINBERG, G. G. (1971): Methods for the estimation of production of aquatic animals. — Acad. Press. London and New York, pp. 175.

PONYI JENŐ
H-8237 Tihany
Biológia, Hungary



1. ábra. Táplálkozási kapcsolatok vázlata a Balaton nyílt vizében
 Fig. 1. Sketch of food relations in the open water area of Lake Balaton
 Рис. 1. Схема пищевых связей в открытой части озера Балатон

A BIOLÓGIAI KUTATÓINTÉZET SZEREPE A BALATONI KÖRNYEZETVÉDELMI KUTATÁSBAN

MÁTÉ FERENC

Az utóbbi években a közvélemény, a társadalom Balaton iránti érdeklődése fokozódott. Az életfeltételek javulása, a több szabadidő, a megváltozott közlekedési lehetőségek lehetővé tették, hogy sokkal többen és gyakrabban pihenjenek partjain, mint régebben. A rohamosan fejlődő nemzetközi turizmus növekvő bevételi forrást is jelent e nagyszerű üdülőkörzetben. A Balaton iránti figyelem fokozódásában azonban más, kevésbé örömteli tényezők is szerepet játszottak. A körzet iparának, mezőgazdaságának rohamos fejlődése, a települési viszonyok megváltozása és más tényezők észrevehető változásokat idéztek elő a környezeti helyzetben. Megérlelődött az a vélemény, hogy a Balaton állapotának megóvására hatásos intézkedéseket kell tenni. A környezetvédelmi intézkedések, döntések tudományos megalapozottságának előmozdítása céljából az Országos Környezetvédelmi Tanács kezdeményezésére kutatási program készült, amely felöleli mindazokat a jelentősebb témákat, amelyek a balatoni környezetvédelemre irányulnak, vagy amelyeknek eredményei a balatoni környezetvédelemben hasznosíthatók [1].

A Balaton regionális komplex környezetvédelmi program koordinálására a Magyar Tudományos Akadémia vállalkozott. A MTA Biológiai Kutatóintézetnek jutott az a megtiszteltetés, hogy a koordináció számára szervezeti bázist képezzen. Erre a megbízásra bizonyára nemcsak Intézetünk földrajzi helyzete vezetett, hanem annak az évtizedes tudományos tevékenységnek elismerése is, amely az Intézet falai közt folyt, és amelyekről a kötet más tanulmányaiban részletesebb említés történik. Az Intézet évkönyveiben ötven esztendőn keresztül a regionális vonatkozásokkal nem rendelkező dolgozatok mellett napvilágot láttak a Balatonnal kapcsolatos hidrobiológiai tárgyú munkák, de az évkönyvek gazdag tárát jelentik a tó és környéke természeti viszonyaira vonatkozó más ismereteknek is [2]. Ez az irányzat a biológiai kutatások tekintetében folytatása és továbbfejlesztése annak, amit a Magyar Földrajzi Társaság Balaton Bizottsága a századfordulón képviselt és amely a maga idejében páratlan értékű tudományos könyvsorozat létrejöttét eredményezte [3].

Az ipari fejlődés, a mezőgazdasági kemizáció manapság sajátos környezeti problémákat vet fel egy olyan üdülőövezetben, mint a Balaton és környéke. A környezetvédelem tudományos megalapozásához meg kell ismerni a körzet élővilága egészének összetételét, működési, szabályozási mechanizmusait, az élővilág és az abiotikus környezet kölcsönös kapcsolatait, az anyag és

energia áramlásának törvényszerűségeit az élővilágon belül és az élővilág és környezet között.

A környezetvédelem elméleti alapjainak azonban csak kis részét képezi a modern értelemben vett ökológia. A környezeti állapot megváltozását az ember alapvetően nem biológiai funkciói, hanem társadalmi termelő tevékenysége révén idézi elő. A környezet megváltozására azonban mindenképpen mint biológiai lény is reagál. Ezért olyan jelenség-csoporttal találjuk magunkat szemben, amelyeknek leírásához nemcsak a biológiai, de a társadalmi mozgásforma törvényszerűségeinek ismerete is szükséges. Ha emellett figyelembe vesszük a társadalmi termelés tudományos és technikai alapjainak rendkívüli bonyolultságát és időbeli változásának sebességét, tárul fel valójában a környezetvédelem tudományos alapjainak sokrétűsége. A regionális környezetvédelmi kutatási program a Balaton környezeti állapotának megőrzése és javítása érdekében nemcsak a biológiai, de a műszaki és természettudományok, a társadalomtudományok számos ágának kutatóit és kutatóhelyeit fogja össze.

A Balaton regionális komplex környezetvédelmi kutatási program elsősorban három fő problémára irányítja a figyelmet:

- a Balaton vízminőségét jellemző és befolyásoló tényezők kutatása;
- a térség környezetvédelmét szolgáló közgazdasági, jogi és más társadalomtudományi kérdések;
- az üdülést, turizmust befolyásoló környezeti hatások kérdései.

A Balaton mint természeti kincs és üdülőterület feladata, hogy az ember pihenését szolgálja. Ehhez szorosan kapcsolódnak a vízisportok, a fürdés és úszás igényei. Mindezek együttesen megkövetelik az üdülőtavi jelleg megőrzését, javítását, amely elsősorban a tó vízminőségi állapotának megfelelő szinten való tartásával biztosítható.

Az eddig végzett vizsgálatok, kutatások eredményei bizonyították, hogy a Balaton fokozott használata — a turizmus, az urbanizáció, a mezőgazdaság és az ipar fejlődése a tó vízgyűjtőjében — eredményezte a vízi ökoszisztéma megváltozását, amely esetenként csak esztétikai szempontból káros jelenségben mutatkozott, de előfordult drasztikusabb válasz is, mint az 1965. és 1975. évi halpusztulás.

Bár számos kutatási eredmény birtokában vagyunk, mégsem mondhatjuk, hogy a tó vízminőségi állapotát, illetve a káros hatásokat teljes mértékben ismerjük. A jövőben elsősorban feladatunknak kell tekinteni a tó vízminőségével, a vízminőség-változásokkal kapcsolatos kutatásokat, az eutrofizáció alapjelenségeinek kutatását.

Fontosak azok a kutatások, amelyek a szennyezőanyagok eltávolításával, a szennyvíztisztítással foglalkoznak, ezáltal lehetővé válik a pontszerű, közvetlen vízszennyezések csökkentése, illetve a tó vízminőségének javítása. Az e csoportba tartozó témák jelentős része a szennyvíztisztítás harmadik fokozatával, a fizikai-kémiai szennyvízkezeléssel foglalkozik. Ezek mellett helyet kapnak a mezőgazdasági és ipari szennyvizek kezelésével kapcsolatos kutatások, amelyek elsősorban a Balaton vízgyűjtőjében jelentkező szennyvízproblémák megoldásával realizálódnak.

Bár a tó vízminőségét csak közvetett úton befolyásolják, de nagyon fontosak a hidrobiológiai tényezők, továbbá a műszaki létesítmények. Az ezekre vonatkozó kutatási témák különös jelentőségűek: az áramlási viszonyok, vízszintszabályozás, vízpótlás, partfeltöltés stb. tudományos vonatkozásai.

A térség üdülőjellegének biztosítása a gazdaságfejlesztés szempontjából kötöttséget jelent. A társadalompolitikai megfontolásokon alapuló célok megvalósítása érdekében az egyes népgazdasági ágazatok tevékenységének különböző mértékű és irányú fejlesztése szükséges. Alapelvként leszögezhető, hogy egyik népgazdasági ág fejlesztése sem veszélyezteti a Balaton-térség üdülőjellegét. A társadalompolitikai célkitűzés által meghatározott kereten belül a reális gazdasági döntések megalapozásához a gazdaságösszámítási módszerek olyan tudományos igényű továbbfejlesztése szükséges, amelynek célja, hogy legalább a lényeges pozitív és negatív környezeti hatások — tehát mind az eredmények, mind a ráfordítások és egyéb terhek — figyelembevételére is kiterjedjen.

Átfogó közgazdasági feladat az integrált népgazdasági tervezés mutatószámrendszerének, tematikájának és metodikájának kidolgozása keretében a szükséges kutatások végzése, amelyek eredményeként lehetővé válik az össztársadalmi érdek komplex figyelembevétele.

A környezetvédelmi feladatok megvalósításának eredményessége nagymértékben függ a jogi szabályozástól is. A Balaton egyedülálló, különleges helyzete ezen a téren is egyedi megoldás alkalmazásának lehetőségét hordja magában. A jogtudományi kutatás célja a balatoni térség üdülőjellegének biztosításához szükséges jogi intézkedések kialakításának elősegítése. A szociológia és a társadalomtudományok többi ága területén további indokolt igények támadhatnak a komplex környezetvédelmi kutatások részéről. Ezek közül a Balaton viszonylatában várhatóan rövid időn belül aktuálisabbá válik a szocialista társadalmi viszonyok — köztük a tulajdonviszonyok következetes érvényesítése, illetőleg továbbfejlesztése, problémájának megoldása. A megoldást sokoldalú társadalomtudományi kutatás nélkül nem érhetjük el.

Abból kiindulva, hogy a tó elsődlegesen üdülési-turisztikai célokat szolgál, a kutatási kérdések között külön fontos feladatot jelentenek azok, amelyek az üdülést közvetlenül befolyásolják a Balaton térségében. Fel kell tárnunk azokat a pozitív és negatív hatású környezeti tényezőket (parti táj alakulása, parkosítás, a háztartási hulladék sorsa, a légszennyezés, a zajártalom, a zsúfoltság stb.), amelyek az üdülés minőségét meghatározzák, de fel kell tárnunk a kutatásnak a negatív környezeti hatások megszüntetésének lehetőségeit is.

A Balaton regionális komplex környezetvédelmi kutatási program jellegzetessége, hogy a tudományos kutatómunkára vonatkozó tervek mellett olyan feladatokat is tartalmaz, amelyek bár nem tartoznak bele a szoros értelemben vett kutatómunkába, megvalósításuk mégis tudományos szintű szellemi tevékenységet kíván. A kutatási programban különleges helyet foglal el a Balaton környezetvédelmi adatgyűjtő-tároló-feldolgozó-szabályozó rendszer kidolgozása. Egy ilyen rendszer — először egyesítve magában az ágazatokban többkevesebb rendszerességgel gyűjtött adatok környezetvédelmi célokra felhasználható részét — megbízható forrása lehet olyan információknak, amelyek elengedhetetlenek a környezetvédelmi döntések meghozatalához. E rendszer lehetővé tenné a súlyosabb környezeti veszélyhelyzetek kialakulásának korai felismerését és ezáltal azok időben való elhárítását. Egyéb fontos célok mellett a feldolgozott adattömeg nagyjelentőségű kutatásoknak, új tudományos megállapításoknak is kiindulása lehetne. E rendszer kiindulópontja a későbbiekben országos érdekeltségű környezetvédelmi figyelőszolgálatnak is, sőt ezen keresztül alkotóelemévé válna egy nemzetközi rendszernek is. A tervezett rendszer alapvetően nem kutatási jellegű, folyamatos működése azonban magas szín-

vonuló szellemi tevékenységet igényel, megalkotása és rendszeres fejlesztése valamint a legfontosabb adatok szintézise és értékelése csak tudományos kutatási tevékenység alapján képzelhető el. A rendszer kialakításával kapcsolatos tudományos kutatómunka alapvető területe annak számítástudományi elméleti megalapozása. Az adattárolás-rendszerezés-lehívás, különböző összefüggésvizsgálatok matematikai megalapozása stb. biztosíthatja a korszerű, a hasonló célú nemzetközi rendszerek színvonalának megfelelő megoldását. Erre nézve igen értékes ajánlatok érkeztek a megfelelő kutatóhelyekről.

A Balaton komplex környezetvédelmi kutatási programja tematikai és szervezeti kereteit fel kell használni arra is, hogy az eddigi kutatási eredmények, szakmai ismeretek és tapasztalatok feltárásával, összesítésével és hasznosításával a hazai kutatások eredményeiből kiemeljük és értékeljük mindazt, ami az időszerű környezetvédelmi problémák megoldásához megbízható tudományos alapot ad és javaslatok formájába önthető, feltárjuk és javasoljuk azokat a még ki nem használt környezetvédelmi lehetőségeket, amelyeknek szakmai alapjait a tudományok általános fejlődése megteremtette, ezért tudományos kutatómunkát nem igényelnek, kiválasszuk a külföldi kutatások eredményei közül azokat, amelyek gyorsan hasznosíthatók a táj környezetvédelmében; elősegítsük egy sokoldalú dokumentációs, bibliográfiai és publikációs tevékenységet, ami a Balatonnal összefüggő interdiszciplináris kutató-sokhoz és a környezetvédelmi döntésekhez elengedhetetlen gyors és nagy volumenű információáramlást valósítja meg.

A felsoroltak nem tartoznak a szoros értelemben vett tudományos kutatómunka körébe, mégis mivel tudományos felkészültséget kívánó magas szintű szellemi tevékenységről van szó, mind szakmai tartalmuk, mind a számításba vehető szakemberek körét illetően szorosan kapcsolódnak a programhoz és az abban tevékenykedő szakemberekhez.

A vázlatosan áttekintett Balaton-kutatási program tervezésében illetve megvalósításában 75 kutatóhely vett illetve vesz részt. A program tematikája felöleli a tudományágak széles körét, és természetesen sokszorosan szélesebb, mint a Tihanyi Biológiai Kutatóintézet tudományos profilja. Szemléleti alapjait tekintve azonban egyenes folytatása, a mai igényeknek megfelelő változata annak, amit a századfordulón a Balaton Bizottság, alapítása óta pedig a Biológiai Kutatóintézet képviselt a Balaton-kutatásban.

THE ROLE OF THE BIOLOGICAL RESEARCH INSTITUTE IN THE RESEARCH PROGRAMME OF ENVIRONMENTAL PROTECTION OF LAKE BALATON

FERENC MÁTÉ

Nowadays the public opinion as well as the whole Hungarian society are increasingly interested in questions regarding Lake Balaton. The higher standard of living and travelling conditions realized a greater amount of leisure time, consequently, today an increasing number of people spend their holidays on the lakeshores than ever before. The rapid development of international tourism became a growing source of income in this beautiful recreation area. Though the increased interest in Lake Balaton was motivated by other, less joyful

factors, too. The speedy development of industry and agriculture caused, beside other factors, noticeable changes in the whole of its environment. It became evident that effective measures have to be made to preserve at least the present state of Lake Balaton.

In order to promote the scientific backing of measures and decisions in favour of protecting the environment, the National Council of Environmental Protection initiated the preparation of a scientific research programme. This programme includes all important subjects for environmental protection of Lake Balaton or those, which can be utilized by their achievements for this purpose.

The coordination of this regional complex programme of environmental protection was undertaken by the Hungarian Academy of Sciences. It is a honour for the Biological Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences to be an organization base for coordination [1].

The idea to commit the Institute with such a task evidently arose not merely because of its geographical position but as an acknowledgement of its multidecennial scientific activity to be expounded in other parts of this volume. In the past half a century the Annals of the Institute published various hydrobiological studies of interest regarding Lake Balaton together with other scientific papers of no regional relations. Thus these volumes became important reference works of our multilateral knowledge concerning the lake and its surroundings [2].

This tendency in the field of biological investigations is a continuation and further extension of the goals represented at the turn of the century by the Balaton Commission of the Hungarian Geographical Society, yielding material for an extremely valuable set of books, the Monograph of Lake Balaton [3].

Industrial development, the widespread use of chemicals in agriculture and progressing urbanization raise nowadays special environmental problems in such a resort area as Lake Balaton and its surroundings. To establish a scientifically adapted protection for the environment it is necessary to be acquainted with the composition of its biota, the means and ways of its function and regulation, the bilateral relations between its life and the abiotic factors and the laws of material — and energy — flow within the biocenosis and its habitat.

Though ecology in its modern sense forms only a minor part of the theoretical base of environment protection, human activity causes basic environmental changes not by its biological functions but mostly by the productive work of the society. Man as a living being is sensitive to changes in its environment. For this reason here we are faced with a group of events whose description requires not only the knowledge of laws of biological forms of movements, but much higher the social ones, too. Looking at the extreme complexity of the scientific and technical background of social production together with its change of speed in time that is how we are able to realize the diversity of the scientific base of environment protection.

The regional research programme designed to protect and improve the conditions in the environment of Lake Balaton unifies institutions and scientists not only in the field of biology but from different branches of technical, natural and social sciences. The programme mentioned above draws attention particularly to the following three problems:

- a) Factors characterizing and influencing the water quality of Lake Balaton.
- b) Economic, juristic and other sociological questions momentous as far as the environmental protection of the area is concerned.
- c) Environmental effects influencing recreation and tourism.

Lake Balaton both as a natural treasure and as a lakeside resort should serve human recreation. Included here are the demands for watersports, bathing and swimming. All these require the preservation and improvement of the resort character of the lake. This can be assured primarily by maintaining water quality at a suitable level.

According to scientific results the changes in the ecosystem have been provoked by an increased exploitation of the lake: tourism, urbanization and development of agriculture and industry in the catchment area. These phenomena have led to harmful effects partly from aesthetic point of view only but some more drastic events like fishkills in 1965 and 1975 also happened.

Several scientific results have been achieved though it can be stated that neither the water quality conditions of the lake nor the harmful effects are known in their full extent. To study the water quality and related questions together with the fundamental problems of eutrophication of the lake should be in the future of primary issue.

Studies aiming removal of water impurities to promote sewage treatment, mud disposal, etc. are likewise important. By applying the results direct sewage effects can be eliminated or at least reduced and consequently the water quality of the lake can be improved. Most of these studies are concerned with the third grade of sewage cleaning, the physico-chemical treatments. Besides important investigations on agricultural and industrial waste waters are those of similar importance to solve special sewage problems in the catchment area of Lake Balaton.

Most important are the hydrological factors followed by some technical establishments, though they influence water quality only in an indirect way.

The scientific research programme concerning these factors is of special interest, like studies on current conditions, water level regulations, water supply, lakeshore development and so on.

From the management point of view development imposes the holiday resort character of the area some restrictions. In order to realize the goals based on socialpolitical considerations the development of different national economical branches should be implemented at different levels and in various directions. As a principle it can be stated that no one branch of the national economy may endanger holiday resort aspect of the Balaton area. Within the framework of socialpolitical programme to assure realistic economic decisions the improvement of economic calculations should be prepared on a high scientific standard, aiming to cover at least all important positive as well as negative environmental factors, i.e. results, expenditures and other charges.

It is a comprehensive economic task to carry out all necessary studies in preparing the index-system, programme and methodics of an integral national economical system to reach the complex considerations for the benefit of the whole society.

The efficiency to implement tasks of environment protection depends highly on legal regulations. The unique position of Lake Balaton requires also

in this point a special solution. The goal of jurisprudential research is to promote the performance of legal provisions in order to maintain the resort character of the lake area. Further, well founded demands might be raised by consequent studies in the protection of the environment from the fields of sociology and other branches of social sciences. Accordingly, in the near future concerning Lake Balaton a further assertion of socialistic social conditions — including ownerships — and the solution of their subsequent development is to be expected. No solution can be achieved without multilateral sociological research.

Starting from the fact that the lake serves primarily holiday and touristic purposes within the research programme those questions directly connected to recreation in the Balaton area have a special importance. All positive and negative environmental factors determining the quality of recreation have to be estimated, e.g. formation of lakeshore landscape, establishment of parks, household wastes disposal, air pollution, noise nuisance, crowdedness, etc. Of course, likewise the possibilities have to be studied in order to stop the undesirable negative environmental effects.

It is a peculiarity of the complex regional research programme of the environmental protection of Lake Balaton that it contains beside plans concerning scientific research work some trends not belonging *sensu stricto* into the field of scientific research but have to be completed by skilled activity on a scientific level. A special place is occupied within the research programme to work out a data collecting, storing, evaluating and regulating system regarding environmental protection of Lake Balaton.

Such a system — containing for the first time all data collected by different branches more or less regularly to be utilized for environmental protection purposes — can become a reliable source of information indispensable for decisions concerning environmental protection. This system could early detect the formation of dangerous environmental situations and avert the danger in time. The prepared data-bank could become a valuable source for important scientific research work, or new scientific statements and for other important purposes. The system can become the nucleus of a surveying service for environmental protection of national interest, or even the component of an international organization.

The system planned is in principle not designed for research purposes, but its continuous operation requires highly skilled activities and its set up and regular extension as well as the synthesis and valuation of the most important data, can be foreseen only by scientific research work. The basic field of the appropriate research is the theoretical scientific mathematical foundation of the system. The adequate storage, classification, recall and processing of data and the mathematical foundation of the different comparative studies can fulfil the international standard requirements of similar systems. Referring to this question already valuable offers have come from the institutions concerned.

The programme and the organization of the complex environmental research of Lake Balaton should be utilized for the following purposes:

1. By revealing, summarizing and applying the results of research work, professional knowledge and experiences of Hungarian scientific achievements, all those results should be emphasized and evaluated, which give reliable

scientific base to solve timely problems of environment protection and which can be formulated into recommendations.

2. Those unexploited possibilities of environmental protection, of which professional bases were produced by the general development of science and as such do not need new research, should be disclosed and recommended.

3. Results of foreign scientific research, which can be immediately utilized in the environmental protection of the area should be selected.

4. A multilateral documentation, bibliographic and publication activity should be developed to support interdisciplinary research work related to Lake Balaton in order to accomplish a fast spreading of information indispensable in decisions for environment protection.

The topics mentioned above do not belong *sensu stricto* to scientific research work but because of the highly skilled activities required both in their professional content and the scientists possibly taken into account so they are closely related to the scientific programme and the persons involved in these questions.

In the planning as well as the execution of the above drafted programme of investigations on Lake Balaton 75 research institutions are involved. In the programme a wide range of scientific aspects are involved, which is naturally several times wider than the scientific profile of the Biological Research Institute in Tihany. But in the scope of its views it is a direct continuation, a modern form of the concept represented by the Balaton Commission at the turn of the century and since its foundation by the Biological Research Institute in its research work on Lake Balaton.

РОЛЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА В ИССЛЕДОВАНИЯХ, СВЯЗАННЫХ С ЗАЩИТОЙ СРЕДЫ, ОКРУЖАЮЩЕЙ ОЗЕРО БАЛАТОН

ФЕРЕНЦ МАТЕ

В последние годы все время возрастает общественный интерес к оз. Балатон. Улучшение жизненных условий, увеличение количества свободного времени, изменяющиеся возможности транспорта, — все это дало возможность для увеличения количества отдыхающих на Балатоне. С развитием международного туризма увеличиваются и доходы государства в этом прекрасном курортном районе страны. Однако, обращая внимание на Балатон, установлено, что в настоящее время играют роль менее отрадные факторы. Стремительное развитие промышленности и сельского хозяйства в непосредственной близости от Балатона привело к значительному изменению среды, окружающей Балатон. В связи с этим возникла необходимость принять соответствующие меры для его сохранения. С целью осуществления мер и решений по защите окружающей среды по инициативе Общегосударственного Совета Защиты Окружающей среды была составлена научная программа, которая включает в себя темы, касающиеся защиты окружающего Балатон пространства, темы, используемые в дальнейшем для защиты Балатона [1].

Координацию программы по защите окружающей среды Балатона взяла на себя Венгерская Академия Наук, создав координационный центр на

базе Биологического Института ВАН, которому была оказана большая честь. Эта честь выпала не только из-за географического положения Института, но из-за научных исследований, проводимых Институтом на протяжении нескольких десятков лет. В ежегоднике Института за 50 лет напечатаны не только статьи гидробиологического характера, но и не региональные работы. Кроме этого ежегодник содержит статьи из различных областей других смежных наук, касающихся взаимоотношения озера и окружающей его среды [2]. Это направление является продолжением работы, осуществляемой с начала этого столетия в рамках Венгерского Географического Общества при Балатонском Совете. Это Общество в свое время издало неocenимую по своей значимости серию научных сборников [3].

Развитие промышленности, химизация сельского хозяйства и урбанизация создают специфические проблемы в окружающей среде такого замечательного места как Балатон. С целью научного обоснования защиты окружающей среды Балатона необходимы знания о составе животного мира, механизмах регуляции и связи, а также о законах затраты вещества и энергии вне и внутри животного мира.

Экология составляет всего лишь часть теоретической основы защиты окружающего пространства. Состояние окружающей среды изменяется в основном не за счет биологических функций человека, а связана и вызывается производственной деятельностью человека и общества. Однако человек реагирует на изменение окружающей его среды и как биологическое существо. При этом он сталкивается с такими явлениями, для описания которых необходимо знание закономерностей не только биологических форм движения, но и общественных. Если кроме этого обратим внимание на сложность научных и технических основ общественного производства, сможем представить себе многообразие научной основы защиты окружающей среды. Региональная программа исследования по защите окружающего пространства с целью защиты и улучшения состояния окружающей Балатон среды объединяет научных работников и Институты не только биологического профиля, но и технического и общественно-научного.

Региональная программа исследования по защите окружающего пространства обращает внимание, в первую очередь, на три главные проблемы:

изучение факторов, влияющих на качество воды Балатона; изучение юридических, экономических и других вопросов общественных наук, которые посвящены защите окружающей среды Балатона,

изучение воздействия окружающей среды на отдых и туризм.

Задача Балатона, как природного богатства и курортного озера, служить зоной отдыха человека. С этим тесно связаны удовлетворение потребностей водного спорта и плавания. Из всего вышесказанного ясно, что необходимы требования для сохранения курортного характера озера, которое достигается сохранением качества воды на определенном уровне.

Результаты исследований показали, что интенсивное, усиленное использование Балатона: туризм, урбанизация, развитие сельского хозяйства и промышленности в водосборной площади послужили изменению экосистемы, которая в некоторых случаях проявлялась в эстетически-вредных явлениях. Однако зарегистрировали и более драматические реакции изменяющейся экосистемы, как гибель рыб в 1965 и 1975 гг.

Хотя в настоящее время имеется более, чем достаточное количество данных, однако нельзя с уверенностью сказать, что все известно о качестве воды озера или же о вредных воздействиях на водоем. В будущем в первую очередь необходимо исследовать качество воды озера, изменения, происходящие в качестве воды и основные явления эвтрофикации.

Значительный интерес представляют способы и возможности тех исследований, которые изучают способы очистки сточных вод, с помощью которых станет возможным уменьшение загрязнения и улучшение качества воды. Значительная часть тем, входящих в эту группу исследований посвящена очистке сточной воды третьей степени, то есть с физико-химической очисткой. Кроме этих исследований значительное место занимают работы по изучению возможностей очистки промышленных и сельскохозяйственных сточных вод водосборной площади Балатона.

Важное значение приобретают гидрологические факторы и технические сооружения, хотя они косвенно влияют на качество воды. Неоценимы важные исследования, которые проводятся по регулированию уровня воды, пополнению воды, засыпке берега и условий течений.

Обеспечение определенного характера отдыха в окружающей Балатон среде зависит от экономических возможностей государства. С целью осуществления задач, основанных на общественно-политических соображениях, необходимо строгое дифференцирование развития отдельных отраслей народного хозяйства. Основной принцип состоит в том, чтобы не допускать развития ни одной из отраслей народного хозяйства, которая может поставить под угрозу необходимую для отдыха окружающую среду Балатона. Для обоснования реальных хозяйственных решений необходимо совершенствование методов экономических расчетов, с помощью которых станет возможным определение положительных и отрицательных явлений, влияющих на окружающую Балатон среду. Необходимо разработать тематику и методы интегративного планирования народного хозяйства, при котором возможно комплексное соблюдение всех общественных интересов.

Успешное решение задач по защите окружающего Балатон пространства в большой мере зависит от юридических регламентов. Так как Балатон занимает особое положение, в этом отношении возможны частные решения. В связи с проведением комплексных исследований окружающей среды, могут возникать требования к отраслям социологии и общественных наук. В отношении Балатона в ближайшее время станет актуальным осуществление отношения социалистического общества к нему как к социалистической собственности. Провести это решение в жизнь невозможно без всесторонних исследований и в области общественных наук.

Актуальными задачами исследования являются те, которые требуют ответа на вопросы, которые непосредственно влияют на отдых в окружающем Балатон пространстве. Необходимо раскрыть те положительные и отрицательные факторы окружающей среды (формирование прибрежной зоны, постройка парков, судьба домового мусора, загрязнение воздуха, вредность шума, теснота), которые определяют качество отдыха, а также возможность прекращения влияния отрицательных факторов.

Характер программы региональных комплексных исследований окружающей Балатон среды заключается в том, что она содержит — помимо планов, касающихся научных исследований, — задачи, разрешение которых не является научной работой, однако осуществление их требует умственного

труда на научном уровне. В исследовательской программе особое место занимает разработка системы, объединение данных, хранение, обработка, регулирование. Такая система может стать источником информации, которая необходима при постановке задач, связанных с защитой Балатона и окружающей его среды. С помощью этой системы станет возможным своевременное установление опасных ситуаций, требующих защиты окружающей среды и своевременное разрешение вопросов, возникающих в этих ситуациях. Приведенные данные могут дать начало, кроме прочих важных исследований, новым научным открытиям. Система является исходным пунктом создаваемой в будущем наблюдательной службы, которая со временем может включиться в международную наблюдательную службу. Планируемая система не носит исследовательский характер, однако непрерывность её работы требует усиленного умственного труда. Синтез и оценка данных, которые будут получены с помощью системы, можно представить себе лишь в виде научной деятельности. Область научных исследований при создании системы должна быть теоретически обоснована научными подсчетами. Математическое обоснование объединения данных, регулирование, отзывы, смогут обеспечить высокий уровень решения международных систем подобного профиля. В пользу этого получено много ценных рекомендаций из соответствующих исследовательских мест.

Тематические и организационные рамки программы комплексных исследований защиты окружающего Балатон пространства необходимо расширять и использовать научные результаты, практический опыт с целью успешных решений проблем и выдвижения рекомендаций по охране окружающей среды. Раскроем и дадим рекомендации по возможностям, не использованным до сих пор при защите окружающей среды, которые не нуждаются в научной разработке. Из результатов зарубежных исследований выберем те, использование которых при защите окружающей среды не требует значительных затрат времени. Необходимо содействовать созданию документаций, библиографической и публикационной деятельности связанных с Балатоном. Это дает возможность быстрого потока информации, необходимой для решения вопросов по защите окружающей Балатон среды, а также повлияет на развитие межотраслевых научных исследований.

Выше сказанное органически не включается в так называемую исследовательскую работу, однако проведение этой работы нуждается в высококвалифицированных работниках и тесно связано с программой по защите окружающей среды.

В планировании и осуществлении программы по исследованию Балатона участвуют или будут участвовать 75 исследовательских учреждений. Тематика программы включает в себя широкий круг наук и конечно значительно превышает научный профиль Биологического Института. Однако, по-видимому, программа является прямым продолжением того, что было начато ещё в начале нашего столетия Комиссией Балатона и что продолжалось в исследовании оз. Балатон в Биологическом Институте с начала его основания.

IRODALOM — REFERENCES — ЛИТЕРАТУРА

1. Javaslat a Balaton regionális komplex környezetvédelmi kutatási programjára 1976—1980. — *MTA Budapest*, 1976. p. 80.
2. *Annal. Biol. Tihany* 1927—1976, 1—43 kötetek.
3. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei. 1—32. *Budapest* 1887—1918.

MÁTÉ FERENC

H-8237 Tihany

Biológia, Hungary

TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK JEGYZÉKE 1972—1976
LIST OF SCIENTIFIC PUBLICATIONS BETWEEN 1972—1976
СПИСОК НАУЧНОЙ ПУБЛИКАЦИИ ИНСТИТУТА 1972—1976

1972

Kísérletes Állattani Osztály — Zoology
Отдел экспериментальной зоологии

- BOROVYAGIN, V. L., J. SALÁNKI, I. ZS.-NAGY: Ultrastructural alterations in the cerebral ganglion of *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Pelecypoda) induced by transection of the cerebro-visceral connective. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **23**, 31—45.
- ELEKES, K., P. PÉCZELY: Light and electron microscopic investigations on the median eminence of the pigeon after TSH and PTU treatment. — *Z. Zellforsch.* **134**, 337—349.
- ELEKES, K., I. ZS.-NAGY: Effect of Actinomycin-D on the monoamine content of the central nervous system in the fresh-water mussel *Anodonta cygnea* L. as revealed by fluorescence histochemistry. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 3—11.
- HIRIPI, L.: Catecholamines in the different tissues of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda) analysed by thin-layer chromatographic and fluorimetric methods. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 13—20.
- KISS, I., J. SALÁNKI, M. VÉRÓ: Dependence of reaction to ACh on the membrane potential of neurones of *Lymnaea stagnalis*. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 21—27.
- KISS, T., K. ELEKES: Myo-neural junctions in the ventricle of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **23**, 207—209.
- KISS, T., KATALIN S.-RÓZSA: Biológiai aktív anyagok hatása *Helix pomatia* L. szívizomsejtjeinek spontán elektromos aktivitására. — *Biol. Közl.* **20**, 15—24.
- KISS, T., KATALIN S.-RÓZSA: Effect of biologically active substances on the spontaneous electrical activity of the heart muscle cells of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 29—38.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Characterization of the feed-back system in the heart of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 39—48.
- S.-RÓZSA, KATALIN, IDA V.-SZŐKE: The effect of bioactive substances on the heart muscle cell membranes of *Locusta migratoria migratorioides* R. F. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **41**, 27—36.
- S.-RÓZSA, KATALIN, IDA V.-SZŐKE: Ion mechanisms of the resting and action potentials in the heart of some insect species. — *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 495—506.
- SALÁNKI, J.: Serotonin in the neural regulation of the bivalve mollusc *Anodonta cygnea* L. — In: *Recent Developments of Neurobiology in Hungary* **3**. Results in neuroanatomy, neurophysiology, neuropathophysiology and neuropharmacology. (Ed.: K. LISSÁK) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 67—89.
- SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, K. ELEKES: Br-típusú neuron fiziológiai és morfológiai jellemzői *Helix pomatia* L. központi idegrendszerében. — *Biol. Közl.* **20**, 3—13.
- SALÁNKI, J. I. VADÁSZ, K. ELEKES: Physiological and morphological characteristics of Br-type neuron in the central nervous system of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **42**, 243—254.
- SALÁNKI, J., I. VARANKA: Central determination of the rhythmic adductor activity in the fresh-water mussel *Anodonta cygnea* L., Pelecypoda. — *Comp. Biochem. Physiol.* **41A**, 465—474.
- VARANKA, I.: Some properties of the evoked potential and the ganglionic transmission in fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 49—63.

- VARANKA, I., E. LÁBOS: The effect of metabolic inhibitors and local anaesthetics on the response of *Anodonta* nerves to electric stimulation — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 65–74.
- VÉRÓ, M.: Transistorized square wave generator for biological investigations — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 75–80.
- VERZÁR, F., I. ZS.-NAGY, N. MASERA: Age-dependent differences in thermal denaturation of nucleoproteins in situ in the nerve cells of the bivalve *Mytilus galloprovincialis* (Mollusca) as revealed by electron microscopy. — *Mech. Age. Dev.* **1**, 199–211.
- ZS.-NAGY, I., V. L. BOROVYAGIN: Organization of the cytosomal membranes of molluscan neurons under normal and anaerobic conditions as revealed by electron microscopy. — *Tissue and Cell* **4**, 73–84.
- ZS.-NAGY, I., M. ERMINI: ATP-production in the tissues of the bivalve *Mytilus galloprovincialis* (Pelecypoda) under normal and anoxin conditions. — *Comp. Biochem. Physiol.* **43B**, 583–600.
- ZS.-NAGY, I., M. ERMINI: Oxidation of NADH₂ by the lipochrome pigment of the tissues of the bivalve *Mytilus galloprovincialis* (Mollusca, Pelecypoda). — *Comp. Biochem. Physiol.* **43B**, 39–46.
- ZS.-NAGY, I., ILONA B.-MUSKÓ: The fine structure of corpora pedunculata in *Gryllotalpa gryllotalpa* L. (Insecta, Orthoptera). — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 81–87.

Hydrobiológiai Osztály — Hydrobiology

Отдел гидробиологии

- BIRÓ, P.: First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 101–113.
- BIRÓ, P.: *Neogobius fluviatilis* in Lake Balaton — a Ponto-Caspian goby new to the fauna of central Europe. — *J. Fish. Biol.* **4**, 249–255.
- BIRÓ, P.: *Pseudorasbora parva* a Balatonban. — *Halászat* **18**, 37.
- HERODEK, S.: Formation of diglycerides of long turnover time from labeled acetate and glucosa in rat tissues. — *Lipids* **7**, 572–575.
- HERODEK, S., G. CSÁKVÁRY: Effect of dietary fatty acids on the desaturation of stearic acid in rat liver. — *Acta biochim. biophys. Acad. Sci. hung.* **7**, 207–213.
- OLÁH, J.: Aljzatesere és táplálkozás közötti kapcsolat a *Potamophylax rotundipennis* BRAUER lárvájánál (Trichoptera). — *Allattani Közl.* **59**, 106–110.
- OLÁH, J.: Leaching, colonization and stabilization during detritus formation. — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Suppl.* **29**, 105–127.
- OLÁH, J.: Reducing ability of waters and sediments; an index of energy consumption rate. — In: *Symp. Biol. Hung.* **11**, (Ed.: J. SZEGI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 301–310.
- OLÁH, J.: Studies on the photosynthetic pigments and their decomposition in the sediment of Lake Balaton and Lake Belső. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 115–121.
- OLÁH, J., L. HAJDÚ, K. ELEKES: Electron microscopic investigations of natural bacterial populations in the water and sediment of Lake Balaton and Lake Belső. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 123–129.
- PONYI, J., P. BIRÓ, ÉVA MURAI: A balatoni vágódurbines (*Acerina cernua* L.) táplálékáról, növekedéséről és belső parazita férgeiről. — *Parasitol. Hung.* **5**, 383–408.
- PONYI, J., J. OLÁH, A. FRANYÓ: Distribution of organic matter and bacteria in the upper layer of bottom deposit in the open water of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 141–148.
- PONYI, J., NÓRA P.-ZÁNKAI: Investigations on planktonic Crustacea in Lake Balaton V. Horizontally occurring quantitative changes in the different areas of the lake in 1965–1966. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 131–139.
- TAMÁS, GIZELLA: Horizontal phytoplankton studies in Lake Balaton, based on scooped samples and filtrates taken in 1967. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 151–188.
- TAMÁS, GIZELLA: The occurrence of *Rhizochrysis limnetica* G. M. SMITH in the plankton of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 149–150.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA, J. PONYI: Quantitative relationships of the Rotatoria plankton in Lake Balaton during 1965–1966. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 189–204.

1973

Kísérletes Állattani Osztály — Zoology

Отдел экспериментальной зоологии

- ELEKES, K., T. KISS, KATALIN S.-RÓZSA: Effect of Ca-free medium on the ultrastructure and excitability of the myocardial cells of the snail, *Helix pomatia* L. — *J. Mol. Cell. Cardiol.* **5**, 133—138.
- ELEKES, K., I. ZS.-NAGY: Electron microscopic investigations of the vesicle population in the central nervous system of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 3—25.
- HIRIPI, L.: Pharmacological investigations on the regulation mechanisms of the periodic activity of the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 27—53.
- HIRIPI, L., KATALIN S.-RÓZSA: Fluorimetric determination of 5-hydroxytryptamine and catecholamines in the central nervous system and heart of *Locusta migratoria migratorioides*. — *J. Insect Physiol.* **19**, 1481—1485.
- HIRIPI, L., J. SALÁNKI: Role of monoamines in the central regulation of periodic activity in *Anodonta cygnea* L. (Pelecypoda). — In: *Neurobiology of Invertebrates. Mechanisms of rhythm regulation*. (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 391—401.
- HIRIPI, L., SALÁNKI: Seasonal and activity-dependent changes of the serotonin level in the CNS. and heart of the snail (*Helix pomatia* L.). — *Comp. Gen. Pharmacol.* **4**, 285—292.
- HIRIPI, L., J. SALÁNKI, I. ZS.-NAGY, ILONA B.-MUSKÓ: Subcellular distribution of biogenic monoamines in the central nervous system of *Anodonta cygnea* L. as revealed by density gradient centrifugation. — *J. Neurochem.* **21**, 791—797.
- KERPEL-FRONIUS, S., I. ZS.-NAGY: Electron microscopic demonstration of energy production in molluscan neurons. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **24**, 83—90.
- KISS I.: Statistical analysis of rhythmic discharges and chemical sensitivity of central neurones in *Lymnaea stagnalis* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Mechanisms of rhythm regulation*. (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 99—108.
- KISS, I., J. SALÁNKI: The role of ionic environment in the potential generation of the giant neurones of *Lymnaea stagnalis* L. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 55—71.
- KISS, I., I. VADÁSZ: The effects of local anaesthetics on the activity generation and chemical sensitivity of giant neurones. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 73—84.
- KISS, T., KATALIN S.-RÓZSA: The role of mono- and divalent cations in the spike generation of myocardial cells in the snail, *Helix pomatia* L. — *Comp. Biochem. Physiol.* **44A**, 173—181.
- B.-MUSKÓ, ILONA, I. ZS.-NAGY, GY. DEÁK: Fluorescens microscopy and microspectrofluorimetry of the monoamines in the brain of *Locusta migratoria migratorioides* R. F. (Insecta, Orthoptera) with special regard to the protocerebrum. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 85—94.
- PUPPI, A., I. KISS: Microelectrophysiological analysis of the correlation between the redox state and the type of effect of acetylcholine and/or 5-hydroxytryptamine. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **44**, 133—143.
- S.-RÓZSA, KATALIN, T. KISS, IDA V.-SZŐKE: On the role of bioactive substances in the rhythm regulation of heart muscle cells of gastropoda and insecta. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Mechanisms of rhythm regulation*. (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 167—181.
- S.-RÓZSA, KATALIN, J. SALÁNKI: Responses of central neurones to the stimulation of heart chemoreceptors in the snail, *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 95—108.
- S.-RÓZSA, KATALIN, J. SALÁNKI: Single neurone responses to tactile stimulation of the heart in the snail, *Helix pomatia* L. — *J. Comp. Physiol.* **84**, 267—279.
- SALÁNKI, J.: Neural mechanisms in rhythm regulation of invertebrates. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Mechanisms of rhythm regulation*. (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 17—31.
- SALÁNKI, J., I. VADÁSZ: Chemical sensitivity at different temperatures of the Br-type, bimodal pacemaker neurone in the CNS of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.*, **44**, 51—59.

- SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ: Temperature dependence of the activity pattern in the Br-type cell of the snail *Helix pomatia* L. — *Acta physiol. Acad. Sci. hung.* **43**, 115—124.
- SVIDERSKIJ, V. L., I. VARANKA: Свидерский В. Л., И. Варанка: Ответы нисходящих интернейронов на стимуляцию ветрочувствительных рецепторов головы азиатской саранчи. — *Нейрофизиология* **5**, 602—610.
- VÉRÓ, M.: Horizontal puller for the preparation of glass microelectrodes. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 109—113.
- VÉRÓ, M.: Multichannel analyzer classifying circuit for the determination of action potential intervals and durations. — *Annal. Biol. Tihany*, **40**, 115—120.
- Zs.-NAGY, I.: Adenosine phosphate concentrations and carbohydrate consumption in the tissues of *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Pelecypoda) under normal and anoxic conditions. — *Acta biochim. biophys. Acad. Sci. hung.* **8**, 143—151.
- Zs.-NAGY, I.: The distribution of cytosomes in the non-nervous tissues of *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 121—134.
- Zs.-NAGY, I., Gy. DEÁK: Characteristics of catecholamine fluorophores in the ganglia of the bivalve *Anodonta cygnea* L. as revealed by a simple method of microspectrofluorometry. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **24**, 191—199.
- Zs.-NAGY, I., J. SALÁNKI: Polarization and electron-microscopic alterations in the white and yellow adductors of *Anodonta cygnea* L. in different phases of periodic activity. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Mechanisms of rhythm regulation.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 327—337.

Hidrobiológiai Osztály — Hydrobiology Отдел гидробиологии

- BIRÓ, P.: The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 159—183.
- CZEGLÉDI-JANKÓ, G., J. PONYI, F. CSONTI: A Balaton peszticid-szennyezettségi dinamikájának néhány kérdése. — *Halászat* **66**, 74—75.
- FRANKÓ, A., J. PONYI: Seasonal change of the organic carbon content of Lake Balaton during 1972. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 185—189.
- FRANKÓ, A., J. PONYI: A szén és nitrogén arányának változása a Balaton felső iszaprétegében. — *Hidr. Közl.* **53**, 81—84.
- HERODEK, S.: Incorporation of 1-¹⁴C stearic acid and 1-¹⁴C linolenic acid into the liver lipids of the carp (*Cyprinus carpio* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 191—195.
- HERODEK, S., J. OLÁH: Primary production in the frozen Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 197—206.
- HERODEK, S., GIZELLA TAMÁS: The primary production of phytoplankton in Lake Balaton April—September 1972. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 207—218.
- OLÁH, J.: Bacterial gradients at the sediment-water interface of shallow lakes. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 219—225.
- OLÁH, J.: A bakterioplankton biomasszája és produkciója a Balatonban. — *Hidr. Közl.* **53**, 348—358.
- OLÁH, J.: A szerves törmelék kilúgzódása, benépesülése és stabilizációja a detrituszformálódás folyamatában: a detritusz mennyisége és tápértéke a Balatonban. — *Hidr. Közl.* **53**, 514—520.
- OLÁH, J., H. BIEBL, J. OVERBECK: Foto-organotróf acetát hasznosítás egy rétegzett eutróf tóban. — *Hidr. Közl.* **53**, 21—27.
- OLÁH, J., L. HAJDÚ: Electron microscopic morphology of *Planctomyces békefii* GIMESI. — *Arch. Hydrobiol.* **71**, 271—275.
- PONYI, J., P. BIRÓ, J. OLÁH, NÓRA P.-ZÁNKAI, GIZELLA TAMÁS, T. CSEKEI, Gy. KISS, T. MORVAI, I. BANCISI: Limnological investigations of a fish-pond supplied with sewage-water in the vicinity of Lake Balaton. I. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 227—284.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA, J. PONYI: The biomass of Rotatoria in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 285—292.

1974

Kísérletes Állattani Osztály — Zoology
Отдел экспериментальной зоологии

- ELEKES, K.: The effect of different fixation procedures on the ultrastructure of the ganglia of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.), with particular reference to the composition and morphology of the vesicle population. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 3—24.
- HIRIPI, L., J. NEMCSÓK, J. SALÁNKI: The effect of monoamine oxidase inhibitors on the ganglionic serotonin and catecholamine levels and on the activity in the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 25—33.
- KISS, I., J. SALÁNKI: The Na-dependence of the resting and action potential in the giant neurones of *Lymnaea stagnalis* L. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 35—43.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Biológiaiag aktív anyagok hatása ingerlékeny membránokon. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **17**, 259—275.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Elemi és komplex mechanizmusok a szív működés szabályozásában gerinctelen állatokon. — Doktori értekezés tézisei.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Relation of the second messenger system to the electrogenesis and regulation of the contraction in the heart cell membrane of insecta. — *Comp. Biochem. Physiol.* **49A**, 81—88.
- S.-RÓZSA, KATALIN, T. KISS, IDA V.-SZÓKE: К. Ш.-Рожа, Т. Кишш, И. В.-Сэке: Сравнительно-физиологические исследования процессов возбуждения миокардиальных клеток. — *Ж. Общ. Биол.* **35**, 762—777.
- S.-RÓZSA, KATALIN, J. MÉSZÁROS, L. HIRIPI: Effect of tranlycypromine on the contractile and electrical activities of the heart in *Helix pomatia*. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 57—68.
- S.-RÓZSA, KATALIN, J. SALÁNKI: Retrograde intracellular staining and identification of gastropoda neurones with CoCl_2 . — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **25**, 231—232.
- S.-RÓZSA, KATALIN, J. SALÁNKI: The role of interneuronal connections in the regulation of heart beats in the snail *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 45—55.
- SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK: Regulation of periodicity by monoamines in the mussel *Anodonta cygnea* L. — *J. Interdiscipl. Cycle Res.* **5**, 277—285.
- SALÁNKI, J., L. HIRIPI, J. NEMCSÓK: Seasonal variations of activity and serotonin level in the fresh-water mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Zool. Jahrb. Physiol.* **78**, 369—377.
- SALÁNKI, J., F. LUKACSOVICS, L. HIRIPI: The effect of temperature variations on the rhythmic and periodic activity of the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 69—79.
- VADÁSZ, I., M. VÉRÓ: Effect of temperature transition on the activity parameters of Br-type neurone of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 81—89.
- VARANKA, I.: The investigations of the spontaneous activity and evoked potentials at cellular level in the central nervous system of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 91—109.
- VARANKA, I., V. L. SVIDERSKY: Functional characteristics of the interneurons of wind-sensitive hair-receptors on the head in *Locusta migratoria* L. I. Interneurons with excitatory responses. — *Comp. Biochem. Physiol.* **48A**, 411—426.
- VARANKA, I., V. L. SVIDERSKY: Functional characteristics of the interneurons of wind-sensitive hair-receptors on the head in *Locusta migratoria* L. II. Interneurons with inhibitory responses. — *Comp. Biochem. Physiol.* **48A**, 427—438.
- VÉRÓ, M.: Temperature control network for the investigation of nerve cells. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 119—126.
- VÉRÓ, M.: Voltage clamp measurement set-up for investigation of membrane parameters. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 111—117.
- ZS.-NAGY, I.: Some quantitative aspects of oxygen consumption and anaerobic metabolism of molluscan tissues — a review. — *Comp. Biochem. Physiol.* **49A**, 399—405.

Hidrobiológiai Osztály — Hydrobiology
Отдел гидробиологии

- BIRÓ, P.: A balatoni fogassüllő energiátranzformálása. — *Halászat* **20**, 138—140.
- BIRÓ, P.: *Neogobius fluviatilis* a Balatonban. — *Halászat* **20**, 173—174.
- BIRÓ, P.: Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 133—151.
- BIRÓ, P., P. GARÁDI: Investigations on the growth and population-structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton the assessment of mortality and production. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 153—179.
- HERODEK, S., GIZELLA TAMÁS: The primary production of phytoplankton in Lake Balaton October 1972 — March 1973. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 205—216.
- PONYI, J., P. BIRÓ, NÓRA P.-ZÁNKAI, J. OLÁH, GIZELLA TAMÁS, T. CSEKEI, GY. KISS, T. MORVAI: Limnological investigations of a fish-pond supplied with sewage-water in the vicinity of Lake Balaton. II. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 235—287.
- PONYI, J., GY. TUSNÁDI, ÉVA VANGER, A. RICHNOVSZKY: Investigations with Computer ICL System 4 on the morphometry and composition of the population of *Dreissena* shells from the upper sediment layer of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 217—234.
- SEBESTYÉN, OLGA: Present and past occurrence of members of the genus *Filinia* BORY de St. VINCENT, 1826 (Testudinellidae Rotatoria) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 289—315.
- TAMÁS, GIZELLA: The biomass changes of microphytobenthos in Lake Balaton during the 1960s. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 343—356.
- TAMÁS, GIZELLA: The biomass changes of phytoplankton in Lake Balaton during the 1960s. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 323—342.
- TAMÁS, GIZELLA: The occurrence of *Rhaphidiopsis mediterranea* SKUJA in the plankton of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 317—321.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA, J. PONYI: On the feeding of *Eudiaptomus gracilis* in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 363—371.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA, J. PONYI: On the seasonal fluctuation in the food incorporation of *Eudiaptomus gracilis*. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 357—362.

1975

Kísérletes Állattani Osztály — Zoology
Отдел экспериментальной зоологии

- ELEKES, K.: The light-microscope autoradiography of the ^3H -5HT uptake by the ganglia of fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **26**, 225—228.
- HIRIPI, L., K. ELEKES, KATALIN S.-RÓZSA: Intracellular distribution of serotonin in the central nervous system and in the heart of *Helix pomatia*. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 3—20.
- HIRIPI, L., Z. RAKONCZAY, J. NEMCSÓK: The uptake kinetics of serotonin, dopamine and noradrenaline in the pedal ganglia of the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 21—28.
- KISS, I.: Analysis of the effect of iontophoretically applied serotonin and dopamine on the identified neurones of the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 29—42.
- KISS, T., KATALIN S.-RÓZSA: Membrane effects of cyclic nucleotides and their role in the realization of transmitter actions on the heart muscle cells of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 43—60.
- KISS, T., KATALIN S.-RÓZSA: Site of action of 5-hydroxytryptamine on the membrane of heart muscle cells in *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 61—72.
- NEMCSÓK, J., LIDIA N. MARKOVA, L. HIRIPI: Monoamines in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda) and the effect of pharmacons on the monoamine level. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 81—87.
- NEMCSÓK, J., ÁGNES D. J. SZÁSZ: Seasonal alterations of Ca-, K-, Na-, and Cl-ions in

- the haemolymph of *Anodonta cygnea* L. A simple, rapid determination of Ca- and Cl-ions. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 73—90.
- OSBORNE, N. N., L. HIRIPI, N. NEUHOFF: The in vitro uptake of biogenic amines by snail (*Helix pomatia*) nervous tissue. — *Biochem. Pharmacol.* **24**, 2141—2148.
- PUPPI, A., I. KISS: Ionic mechanisms in the correlation between the redox state of the biophase and the type of effects of acetylcholine of the giant neurones of *Lymnaea stagnalis*. — *Comp. Biochem. Physiol.* **51C**, 161—164.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Ciklikus nukleotidok részvétele ingerületi folyamatok szabályozásában. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **18**, 277—291.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Effect of veratrine on the heart receptors and central neurones regulating heart beats in *Helix pomatia* L. (Gastropoda, Mollusca). — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 89—97.
- S.-RÓZSA, KATALIN, IDA V.-SZŐKE: Pharmacological properties of the receptors at the heart muscle membrane of *Locusta migratoria migratorioides* R. F. (Insecta). — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 99—113.
- SALÁNKI, J., TRUONG VAN BAY: Sensory input characteristics at the chemical stimulation of the lip in the snail *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 115—128.
- SALÁNKI, J., I. VADÁSZ, M. VÉRÓ: *Helix pomatia* L. Br.típusú sejtje aktivitásmintázatának hőmérsékletfüggése. — *Biológia* **22**, 145—159.
- VADÁSZ, I., M. VÉRÓ: Ion current temperature dependence of Br-type neuron of *Helix pomatia* L. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 129—137.
- VÉRÓ, M.: Hőmérséklet-szabályozó áramkör idegsejtek működésének vizsgálatához. — *Orvos és Technika* **13**, 105—110.
- WOLLEMANN, MÁRIA, KATALIN S.-RÓZSA: Effects of serotonin and catecholamines on the adenylate cyclase of molluscan heart. — *Comp. Biochem. Physiol.* **51C**, 63—66.

Hidrobiológiai Osztály — Hydrobiology

Отдел гидробиологии

- BIRÓ, P.: The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Balaton and the assessment of mortality and production rate. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 139—156.
- BIRÓ, P.: A kűsz (*Alburnus alburnus* L.) növekedése a Balatonban, mortalitásának és produkciójának becslése. — *Halászat*, Tudományos melléklet (1975) 5—10.
- BIRÓ, P.: Observations on the fish production of Lake Balaton. — In: *Symp. Biol. Hung.* **15**. Limnology of shallow waters. (Eds.: J. SALÁNKI and J. PONYI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 273—279.
- FRANKÓ, A., J. PONYI: Horizontal distribution of organic carbon content in the upper layer of the bottom deposit in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 157—163.
- GARÁDI, P., P. BIRÓ: The effect of ligulosis on the growth of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 165—173.
- HERODEK, S., GIZELLA TAMÁS: Phytoplankton production in Lake Balaton. — In: *Symp. Biol. Hung.* **15**. Limnology of shallow waters. (Eds. J. SALÁNKI and J. PONYI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 29—34.
- HERODEK, S., GIZELLA TAMÁS: The primary production of phytoplankton in the Keszthely-basin of Lake Balaton in 1973—1974. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 175—190.
- PÁSZTOR, ZSUZSA, J. PONYI, A. HOLLÓ, LILY GÖNCZY: Investigations by gas chromatograph on the chlorinated hydrocarbon pollution in two areas of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 191—202.
- PONYI, J.: The biomass of zooplankton in Lake Balaton. — In: *Symp. Biol. Hung.* **15**. Limnology of shallow waters. (Eds.: J. SALÁNKI and J. PONYI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 215—224.
- PONYI, J., P. BIRÓ: Szennyvizes halastavi kutatások Fonyódon I—III. — *Halászat* **21**, 11—13, 36—37, 74—77.
- PONYI, J., JUDIT N.-HORVÁTH, NÓRA P.-ZÁNKAI: Investigations on planktonic Crustacea in Lake Balaton VI. Quantitative changes in the *Eudiaptomus gracilis* population at various regions of Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 203—218.
- TAMÁS, GIZELLA: Horizontally occurring quantitative phytoplankton investigations in Lake Balaton, 1974. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 219—279.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA: Quantitative Untersuchungen zur Nahrungsausnutzung durch *Eudiaptomus gracilis*. — In: *Symp. Biol. Hung.* **15**. Limnology of shallow waters. (Eds.: J. SALÁNKI and J. PONYI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 225—231.

Kísérletes Állattani Osztály — Zoology
Отдел экспериментальной зоологии

- ELEKES, K.: Electron microscopic autoradiography of serotonin uptake in the ganglia of fresh-water mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.* **27**, 183–189.
- ELEKES, K., L. HIRIPI, KATALIN S.-RÓZSA, J. NEMCSÓK: Biogén monoaminok szubcelluláris lokalizációjának vizsgálata sűrűség gradiens centrifugálási módszer segítségével az éticsiga (*Helix pomatia* L.) központi idegrendszerében és szívében. — *Biológia* **24**, 45–51.
- ELEKES, K., L. HIRIPI, KATALIN S.-RÓZSA, J. NEMCSÓK: Subcellular localization of biogenic monoamines in the central nervous system and heart of the snail *Helix pomatia*, as revealed by density gradient centrifugation. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 207–217.
- HIRIPI, L., V. NEUHOFF, N. N. OSBORNE: The uptake of biogenic monoamines by the isolated auricle of the snail (*Helix pomatia*). — *J. Neurochem.* **26**, 335–343.
- HIRIPI, L., N. N. OSBORNE: Distribution of amino acids and serotonin in subcellular fractions of nervous tissue from *Anodonta cygnea*. — *Comp. Biochem. Physiol.* **53B**, 549–553.
- HIRIPI, L., N. N. OSBORNE: Serotonin and dopamine uptake by the snail (*Helix pomatia*) auricle and CNS. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 163–176.
- KISS, I., J. SALÁNKI: Functional and branching characteristics of neurones identified by CoCl_2 staining in the central nervous system of *Lymnaea stagnalis* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 61–73.
- MAGURA, I. SZ., ELENA V. DOLGAJA, I. VADÁSZ: Магура, И. С., Елена В. Долгая, И. Вадас: Влияние ионов кальция на потенциалозависимые калиевые каналы мембраны сомы гигантских нейронов моллюсков. — *Нейрофизиология*, **8**, 400–409.
- S.-RÓZSA, KATALIN: Neuronal network underlying the regulation of heart beat in *Helix pomatia* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 597–613.
- S.-RÓZSA, KATALIN: A szív működést szabályozó neuronhálózat szerveződése *Helix pomatia* L. (Gastropoda) központi idegrendszerében. — *MTA Biol. Oszt. Közl.* **19**, 63–107.
- S.-RÓZSA, KATALIN, T. KISS: Role of cyclic nucleotides in the effect of transmitters on the heart of *Helix pomatia* L. — *Comp. Biochem. Physiol.* **53C**, 13–16.
- SALÁNKI, J.: Kagyló-teszt vízszennyezések biológiai hatásának vizsgálatára. — *Hidr. Közl.* **56**, 281–284.
- SALÁNKI, J., TRUONG VAN BAY: Peripheral and central discrimination of chemoreceptor stimulation in the snail, *Helix pomatia* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 497–510.
- SALÁNKI, J., I. VARANKA: Effect of copper and lead compounds on the activity of the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 21–27.
- TRUONG VAN BAY, I. KISS: Rhythmic activity of neurones identified in the central nervous system of *Helix pomatia* and its changes caused by Dazomet and Dipterex. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 3–19.
- VADÁSZ, I., J. SALÁNKI: Mechanisms of spike and burst generation in the bimodal pace-maker RPaL neuron of *Helix pomatia* L. — In: *Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda brain.* (Ed.: J. SALÁNKI) Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 371–380.
- VÉRÓ, M.: Glass capillar drawing machine for electrophysiological purposes. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 29–35.
- VÉRÓ, M.: Movement indicator for biological objects with electro-optical sensing device. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 37–42.
- VÉRÓ, M.: Voltage clamp mérési összeállítás membrán paraméterek vizsgálatához. — *Orvos és Technika* **14**, 7–11.

Hidrobiológiai Osztály — Hydrobiology
Отдел гидробиологии

- BIRÓ, P.: A balatoni fogassüllő halászati hasznosításának értékelése: hozambecslés, állományszabályozás, fogásprognózis. — *Halászat* **22**, 102—105.
- BIRÓ, P.: Balatoni halászat az őskortól napjainkig. — *Halászat* **22**, 91—93.
- BIRÓ, P.: Betelepítések és eutrofizálódás hatása a Balaton halállományára. — *Halászat* **22**, 142—143.
- BIRÓ, P.: A hévízi tó halfaunájáról. — *Halászat* **22**, 186—188.
- BIRÓ, P., Gy. FÜRÉSZ: The growth of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton and the selective effects of commercial fisheries on population structure. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 47—67.
- BIRÓ, P., P. GARÁDI: A dévérkeszeg (*Abramis brama* L.) alapvető populáció-paraméterei a Balatonban. — *Halászat Tudományos melléklet* (1976) 2—6.
- ENTZ, B.: Lake Nasser and Lake Nubia. — In: *The Nile, biology of an ancient river*. (Ed.: J. RZÓSKA) Junk Publ., Hague, pp. 271—298.
- ENTZ, B.: Regional and circadian oxygen determinations in Lake Balaton concerning the eutrophication of the lake. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 69—82.
- HERODEK, S., GIZELLA TAMÁS: A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása. — *Hidr. Közl.* **56**, 219—228.
- TÁTRAI, I., J. PONYI: On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 93—104.
- P.-ZÁNKAI, NÓRA, J. PONYI: Seasonal changes in the filtering rate of *Eudiptomus gracilis* (G. O. SARS) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 105—116

INDEX

A Biológiai Kutatóintézet 50 éve — Fifty years of the Biological Research Institute
 — Пятидесятилетие Биологического Института 5

I. KISÉRLETES ÁLLATTAN — EXPERIMENTAL ZOOLOGY — ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЗООЛОГИЯ

ELEKES K.: Monoaminok lokalizációja a tavikagyló (<i>Anodonta cygnea</i> L.) központi idegrendszerében. — K. ELEKES: Localization of biogenic monoamines in the central nervous system of fresh water mussel (<i>Anodonta cygnea</i> L). — К. Элекеш: Локализация моноаминов в центральной нервной системе беззубки (<i>Anodonta cygnea</i> L.)	37
HIRIPI L.: A biogén monoaminok szerepe a tavikagyló (<i>Anodonta cygnea</i> L.) aktivitásának szabályozásában. — L. HIRIPI: Role of monoamines in the regulation of the activity of fresh water mussel (<i>Anodonta cygnea</i> L.) — Л. Хирипи: Роль биогенных моноаминов в регуляции активности беззубки (<i>Anodonta cygnea</i> L.)	61
KISS T. és SALÁNKI J.: Ingerlékeny sejtmembránok funkcionális heterogenitása. — T. KISS and J. SALÁNKI: Functional heterogeneity of the excitable membranes. — Т. Киши и Я. Шаланки: Функциональная гетерогенность возбудимых мембран	77
S.-RÓZSA K.: Idegi integráció mechanizmusainak kutatása. — K. S.-RÓZSA: Studies on the mechanism of the neural integration. — К. Ш.-Рожа: Исследования механизмов нервной интеграции	99
SALÁNKI J.: Környezeti tényezők hatása a tavikagyló endogén ritmusára. — J. SALÁNKI: Effect of environmental factors on the endogenous rhythm of the fresh water mussel (<i>Anodonta cygnea</i> L.) — Я. Шаланки: Воздействия факторов окружающей среды на эндогенный ритм беззубки (<i>Anodonta cygnea</i> L.)	123
VÉRÓ M.: Műszer és méréstechnikai fejlesztések. — M. VÉRÓ: New instruments and measurements methods. — М. Веро: Техническое развитие устройств и измерительной техники электрофизиологических исследований	137

II. HIDROBIOLOGIA — HYDROBIOLOGY — ГИДРОБИОЛОГИЯ

BIRÓ P.: A Balaton ichthyológiai kutatásának újabb eredményei és perspektívái. — P. BIRÓ: Recent results of ichthyological research of Lake Balaton and its perspectives. — П. Биро: Перспективы и новейшие результаты ихтиологических исследований озера Балатон	161
HERODEK S.: A balatoni fitoplankton kutatás újabb eredményei. — S. HERODEK: Recent results of phytoplankton research in Lake Balaton. — Ш. Херодек: Новейшие результаты исследования Балатонского фитопланктона	181
PONYI J.: A balatoni zooplankton-kutatások újabb eredményei. — J. PONYI: New results of the zoo-plankton studies in Lake Balaton. — Е. Пони: Новейшие результаты исследования зоопланктона озера Балатон	199

III. KÖRNYEZETVÉDELEM — ENVIRONMENTAL PROTECTION
— ЗАЩИТА ПРИРОДЫ

MÁTÉ F.: A Biológiai Kutatóintézet szerepe a balatoni környezetvédelmi kutatásban. — F. MÁTÉ: The role of the Biological Research Institute in the research programme of environmental protection of Lake Balaton. — Ф. Мате: Роль Биологического Института в исследованиях, связанных с защитой среды, окружающей озеро Балатон	215
Tudományos közlemények jegyzéke 1972—1976. — List of scientific publications between 1972—1976. — Список научных публикаций Института 1972—1976 г.	227
INDEX	237

HU ISSN 0365—3005

A kiadásért felel az Akadémiai Kiadó igazgatója

Műszaki szerkesztő: Agócs András

A kézirat nyomdába érkezett: 1977. II. 9. — Terjedelem: 21 (A/5) ív

77.4141 Akadémiai Nyomda, Budapest — Felelős vezető: Bernát György

